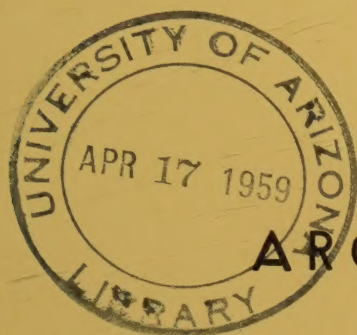




ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

SOMMAIRE

TRAVAUX PHYSIOLOGIQUES

1. C. SIRONVAL. La Photopériode et la Sexualisation du Fraisier des quatre-saisons à fruits-rouges (métabolisme chlorophyllien et hormone florigène).
2. M. BOUILLENNE-WALRAND. Les Gibberellines, Facteurs auxiniques chez les plantes supérieures.
3. M. BOUILLENNE-WALRAND. De l'action de la lumière sur la croissance et le développement des Tomates. Comparaison entre la lumière artificielle et la lumière naturelle dans les conditions climatiques fixées du Phytotron.

580.6

L71

v.25

1957-58

CORRESPONDANCES ET ECHANGES

Pour tout ce qui concerne les ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE DE LIEGE, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante :

M. le Secrétaire des
ARCHIVES DE L'INSTITUT
DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE
DE LIEGE

3, rue Fusch, Liège (Belgique).

ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

SOMMAIRE

TRAVAUX PHYSIOLOGIQUES

1. C. SIRONVAL. La Photopériode et la Sexualisation du Fraisier des quatre-saisons à fruits-rouges (métabolisme chlorophyllien et hormone florigène).
2. M. BOUILLENNE-WALRAND. Les Gibberellines, Facteurs auxiniques chez les plantes supérieures.
3. M. BOUILLENNE-WALRAND. De l'action de la lumière sur la croissance et le développement des Tomates. Comparaison entre la lumière artificielle et la lumière naturelle dans les conditions climatiques fixées du Phytotron

I. R. S. I. A. I. W. O. N. L.

COMPTES RENDUS
DE RECHERCHES

VERSLAGEN
OVER NAVORSINGEN

TRAVAUX
DU CENTRE DE RECHERCHES
DES HORMONES VÉGÉTALES
(1952-1956)

*La photopériode
et la sexualisation
du fraisier des quatre-saisons
à fruits rouges*

(métabolisme chlorophyllien et hormone florigène)

PAR

C. SIRONVAL

Chef de travaux à l'Université de Liège

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

Le photopériodisme et le déclenchement de la floraison dans la littérature	11
Matériel et méthodes	38

PREMIÈRE PARTIE

Les phases physiologiques du développement chez le fraisier des quatre-saisons	41
CHAP. I. Expériences sur la localisation d'une photophase physiologique	45
CHAP. II. La phase de vie sexuée	53
CHAP. III. L'action des fluctuations journalières de la température sur le développement du fraisier	68
CHAP. IV. L'action conjuguée de la durée du jour et de la température sur les phases physiologiques du développement .	83
Conclusions de la première partie	86

DEUXIÈME PARTIE

Le métabolisme chlorophyllien de <i>Fragaria vesca</i> L. var. <i>semperflorens</i> DUCH.	89
Techniques de mesure du contenu en chlorophylle	93

CHAP. I. Le métabolisme de la chlorophylle au cours du développement normal	99
CHAP. II. Le métabolisme de la chlorophylle dans les conditions de jours courts	115
CHAP. III. Le métabolisme de la chlorophylle dans les conditions de température constante (20 °C) et d'humidité de l'air à 80% du phytotron	129
CHAP. IV. Le métabolisme de la chlorophylle dans des conditions comportant à la fois une courte photopériode et une température constante de 20 °C.	141
CHAP. V. Le métabolisme chlorophyllien lors du transfert de conditions de milieu anormales — défavorables au développement et à la floraison — dans des conditions normales — favorables	145
Conclusions de la deuxième partie	158

TROISIÈME PARTIE

La nature de l'hormone florigène	163
CHAP. I. La floraison des plants en contact avec leur plante-mère en fleurs, dans les conditions normales de plein air, en été	167
CHAP. II. Déficiences expérimentales dans la floraison des plants	170
CHAP. III. Mise au point d'un test permettant d'apprécier l'activité d'extraits végétaux sur la floraison	177
CHAP. IV. La mesure de l'activité florigène de l'extrait insaponifiable brut (utilisation du plant-test).	181
CHAP. V. Essais sur l'activité de quelques fractions de l'extrait insaponifiable	193
Conclusions de la troisième partie	201
Discussion générale.	203
Résumé	221
Index des auteurs cités	223

INTRODUCTION

L'existence de jours et de nuits d'une certaine durée, alternant en 24 h. d'une manière régulière, parfaitement définie, est dans chaque région du globe, l'un des facteurs fondamentaux du milieu ambiant. Les hommes en ont décrit les lois depuis longtemps, et pourtant il y a à peine cinquante ans qu'on en a démontré l'incidence sur le déclenchement de la floraison des végétaux supérieurs.

À l'heure actuelle, de multiples faits indiquent que les plantes sont extrêmement sensibles au photopériodisme; les effets physiologiques nombreux et très considérables qui en résultent, sont de mieux en mieux connus. Déjà, la pratique se saisit de cette propriété et commence à s'en servir. Les applications se multiplient. De plus en plus, dans les entreprises horticolas modernes, on utilise la lumière fluorescente pour régler la photopériode et déterminer à volonté la croissance, le développement et la mise à fleurs de telle ou telle espèce.

Cette évolution rend d'autant plus nécessaire l'étude des raisons qui font qu'une plante fleurit, ou reste végétative, selon la durée des jours qu'elle reçoit. Comment se fait-il que les *Kalanchoe* font des fleurs aussitôt qu'on raccourcit les jours, tandis que le fraisier des quatre-saisons accepte de le faire seulement lorsqu'on les allonge?

Ces derniers temps, de très nombreux travaux, publiés dans les revues les plus diverses, ont éclairé cette question et ont apporté des faits plus étonnants les uns que les autres. Le problème s'est quelque peu précisé, mais il reste encore, pour l'essentiel, une énigme passionnante que de nombreux physiologistes s'emploient à pénétrer.

Comme on le verra, le présent travail — effectué sur le fraisier des quatre-saisons (*Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* DUCH.) — apporte à ce sujet des vues originales, s'appuyant sur une série de données nouvelles. Il est divisé en trois parties, consacrées chacune à un aspect particulier, et s'enchaînant selon un ordre qui s'est imposé au fur et à mesure de la progression de nos recherches.

Nous faisons précéder ces trois parties d'une revue de la littérature. Notre intention n'est pas d'y être complet — ce serait matériellement impossible et extrêmement fastidieux, tant les publications sont nombreuses —; mais en présentant les résultats principaux acquis jusqu'ici, nous justifions notre méthode et nous montrons comment nos efforts s'intègrent parmi ceux de nos devanciers.

On trouvera par ailleurs, à la fin de l'ouvrage, une discussion des principaux résultats. Nous essayons d'en dégager une conception d'ensemble qui, appliquée au fraisier des quatre-saisons, paraît exprimer assez correctement les voies du contrôle de la mise à fleurs par la durée relative des jours et des nuits.

Nous tenons à remercier vivement notre Maître, le Professeur R. BOUILLENNE ainsi que Madame M. BOUILLENNE, sa collaboratrice de toujours, pour l'aide et les encouragements qu'ils n'ont cessé de nous prodiguer tous deux.

Notre gratitude va aussi à tout le Personnel de l'Institut, du Jardin Botanique et du Centre des Hormones Végétales (IRSIA) à Liège dont l'assistance constante nous a été infiniment précieuse.

Nous remercions le Conseil d'Administration de l'IRSIA; M. HENRY, directeur; M. THEYS, secrétaire général, et M. FERANGE, conseiller scientifique, qui ont bien voulu soutenir nos efforts, et qui nous ont facilité les contacts nécessaires avec les laboratoires étrangers.

C'est un agréable devoir de dire combien les conseils avertis de M. LEDERER, directeur

de recherches au C.N.R.S., Paris, nous ont été précieux, et combien nous avons été heureux de travailler sous sa direction. Que M. MULLER, professeur de physiologie végétale à l'Université de Copenhague, qui nous a accueilli dans ses laboratoires avec tant de bienveillance, veuille trouver, lui aussi, dans ces lignes, l'expression de notre reconnaissance.

*Le photopériodisme
et le déclenchement de la floraison
dans la littérature*

Bien que relativement courte — elle date de 1913 — l'histoire des travaux consacrés au photopériodisme est complexe et touffue. Nous nous sommes efforcé de l'ordonner quelque peu et d'en dégager l'essentiel.

Nous situons d'abord la place de la photopériode parmi les facteurs du milieu agissant sur le développement et la floraison des plantes.

Nous montrons ensuite comment beaucoup

de physiologistes sont amenés à supposer que le contrôle photopériodique de la mise à fleurs se fait par l'intermédiaire d'activités hormonales.

Enfin, nous résumons les idées et les résultats principaux auxquels la recherche des hormones ainsi postulées a, jusqu'ici, conduit.

L'exposé est suivi de quelques conclusions qui orientent notre travail et en fixent les étapes principales.

A. La photopériode, facteur écologique du développement et de la floraison.

La première floraison des plantes supérieures est pour chacune d'elles un événement très important : depuis la germination, le méristème n'a cessé de construire une série de feuilles, quand, brusquement, il forme un organe nouveau : la fleur.

Longtemps, les hommes ont considéré cet événement comme quelque chose de naturel et d'inéluctable. Ne voit-on pas se succéder chaque année de la même manière la floraison des différentes espèces ? Ne peut-on pas prédire à quelques dizaines de jours près que l'*Anémone nemorosa* commencera à fleurir en avril, que telle espèce s'épanouira avant telle autre ?

Pourtant, dès le XVI^e siècle, lorsqu'on a commencé à effectuer le semis pour l'agrément du jardin, puis à cultiver en serre les espèces fragiles importées, la constatation s'imposa progressivement que les délais d'apparition des fleurs pouvaient être modifiés. Au XIX^e siècle, la première floraison en Europe d'une plante nouvellement introduite est

considérée avec intérêt ; on trouve couramment dans la *Belgique horticole* de CHARLES puis EDOUARD MORREN, des articles signalant la première floraison à Liège de telle ou telle espèce.

MORREN ne se borne pas à décrire la fleur obtenue ; il indique le temps qui s'est écoulé depuis que la culture a été entreprise et situe avec précision le moment de la floraison.

DARWIN consacre à la floraison des plantes quelques passages de son ouvrage « De la variation des animaux et des plantes à l'état domestique ». L'un des premiers, il note clairement que les conditions du milieu peuvent influencer la mise à fleur et son attention est attirée par des cas absolument inexplicables.¹

1. DARWIN signale, par exemple, à propos du maïs (vol. I, p. 342 de la traduction française ; Reinwald, 1868) que « les graines provenant de Virginie sous 37° de latitude et semées dans la Nouvelle-Angleterre sous 43-44°, donnent des plantes dont la graine ne mûrit qu'avec d'extrêmes difficultés et même pas du tout ». Il constate que des faits analogues se produi-

Un peu plus tard, des faits étonnants sont découverts. En 1887, GIARD décrit la formation de fleurs sur des plantes notoirement très jeunes. Il introduit sous le terme de progénèse, la notion moderne de pédocarpie. Des cas de pédocarpie sont couramment signalés au début du XX^e siècle. En 1904, COSTERIUS relate la pédocarpie d'un arbre des Molluques, *Helia arguta* D.C., récolté à Java à « l'état de plantule », et cependant en fleurs. En 1911, ARCIKOWSKY observe des fleurs dès les premiers nœuds chez *Urtica urens* et *Cucumis sativus*. La même année, FIGDOR décrit la pédocarpie chez le houblon japonais (*Humulus japonicus*) et il indique qu'elle se rencontre généralement lorsque le semis est hâtif (de février, par exemple). On sait combien la pédocarpie des plantes supérieures a intéressé GRAVIS qui publiait en 1932 sa « Contribution à l'étude des variations » où il décrit diverses observations sur *Plantago coronopus*. Pour GRAVIS, la pédocarpie de *Plantago* résulte des conditions complexes du milieu qui amènent la plante à fleurir très tôt. Mais c'est TOURNOIS qui, en 1911-1914, donne la première preuve directe de l'intervention d'un facteur précis du milieu dans le déclenchement de la floraison.

1. La découverte du photopériodisme.

TOURNOIS travaille sur du houblon japonais importé en Europe depuis 1880. Il constate que le houblon semé à Paris dans le courant de février est en fleur au bout de deux mois, dès avril. La floraison est pédocarpique; la taille est naine (15 cm); il y a 3 ou 4 paires de feuilles seulement.

Par contre, lorsque le semis a lieu en avril, il n'y a pas de floraison précoce : la plante fleurit après 4 mois, en août, alors qu'elle est de grande taille, de un à deux mètres.

sont dans le cas de transfert vers le sud. « A Calcutta, dit DARWIN (vol. II, p. 331; traduction française; Reinwald, 1868), les graines de pois de senteur provenant d'Angleterre produisent des plantes à petites feuilles et à tiges épaisses et rigides, qui ne fleurissent que rarement et ne donnent jamais de graines; celles semées de graines venant de France fleurissent modérément, mais ont leurs fleurs stériles ».

TOURNOIS démontre que « la précocité de la floraison des semis de février est d'autant plus accentuée que les semis sont plus hâtifs »; puis il constate que « le seul facteur qui diffère notablement... est la durée de l'éclairement quotidien, laquelle augmente dans de grandes proportions de janvier à mars ».

Partant de là, TOURNOIS réalise en 1912 l'expérience cruciale suivante : un semis d'avril est partagé en 2 séries; 1) une série reçoit les conditions normales de jours longs; 2) une autre est éclairée de 8 h. du matin à 14 h., soit durant des jours courts de 6 heures. Dans la deuxième série, les plantes restent naines (de 15 à 20 cm); elles ne font que 3 à 4 paires de feuilles, mais elles fleurissent un mois et demi à deux mois à l'avance! (fig. 1)



Fig. 1. — L'expérience de TOURNOIS sur le houblon japonais (juillet 1912).

Le lot A, éclairé toute la journée (jours longs), ne fleurit pas; le lot B, éclairé seulement pendant 6 h. (jours courts) est en fleurs; on distingue les inflorescences mâles.

Répétée en 1913, l'expérience est étendue au chanvre avec le même résultat.

La conclusion est évidente : « Des floraisons progénétiques apparaissent sur de jeunes plantes de houblon japonais et de chanvre lorsque, à

partir de la germination, elles sont soumises à un éclaircissement quotidien de très courte durée ». L'intervention de la durée des jours dans la mise à fleurs est démontrée.

Le travail de TOURNOIS abonde en observations fécondes. L'auteur constate que les effets de la durée des jours sont spécifiques (ils ne sont pas identiques chez le houblon commun et chez le houblon japonais). Il montre que le raccourcissement du jour n'est effectif que dans certaines limites. Il indique que le traitement par jours courts agit à la fois sur la croissance et sur le passage à l'état sexué. Il prouve qu'après l'application des jours courts, le retour en jours normaux longs est suivi, chez les espèces étudiées, d'un arrêt de la floraison pédocarpique, d'une reprise de la croissance, et finalement d'une deuxième floraison — cette fois normale — de la plante. Enfin, TOURNOIS observe des changements de sexe.

En 1918-1920, GARNER et ALLARD, ignorant les travaux de TOURNOIS, redécouvrent expérimentalement et étendent les résultats de l'auteur français. Travaillant sur un certain nombre d'espèces, ils apportent des précisions importantes et créent le mot *photopériodisme* pour désigner les rapports entre la durée relative des jours et des nuits et la floraison des plantes.

Ils constatent que certaines plantes fleurissent en jours courts mais pas en jours longs (ce sont des plantes de jours courts, comme, par exemple, *Cosmos sulfureus* ¹) tandis que d'autres fleurissent en jours longs, mais refusent de le faire si on raccourcit le jour en deçà d'une certaine durée (ce sont des plantes de jours longs, par exemple, le fraisier des quatre-saisons).

GARNER et ALLARD voient une relation entre les réactions de la plante à la durée des jours, son origine et sa distribution sur le globe. Utilisant la technique des semis échelonnés au cours de l'année, ils montrent pour le tabac que la tardivité ou la hâtivité des variétés

1. Remarquons que les chanvres ou les houblons de jours courts étudiés par TOURNOIS fleurissent simplement *plus tôt* en jours courts, mais fleurissent également en jours longs.

dépend fondamentalement de leur réponse à la durée des jours.

En même temps, les auteurs mettent en évidence une série de faits nouveaux. Chez les plantes de jours longs, l'allongement nécessaire de l'éclaircissement peut être de faible intensité : l'intensité a moins d'importance que la durée. De même, chez ces plantes, une interruption du jour long par une période d'obscurité n'altère pas profondément la durée de l'éclaircissement qui reste fondamentalement longue en regard des réactions de la plante. Enfin, GARNER et ALLARD retrouvent plusieurs données de TOURNOIS : sur la reprise de la croissance végétative lors du transfert d'une photopériode favorable à la floraison, dans une autre défavorable; sur l'inutilité, pour les plantes de jours courts, d'un raccourcissement de la période lumineuse en deçà d'une certaine durée; sur la distinction nécessaire entre la croissance de la plante et sa floraison.

Il en résulte, à partir de 1920, la généralisation de ce fait capital : *La floraison de beaucoup de plantes demande, pour se produire, des durées de jours précises*. On arrive à concevoir que la floraison n'est pas un processus se produisant obligatoirement quel que soit le milieu : au contraire, pour son passage à l'état sexué, chaque plante a des exigences à l'égard du milieu.

2. Les phases physiologiques du développement.

Le caractère des rapports entre la plante et le milieu devait se préciser au fur et à mesure qu'il devint clair que la durée du jour n'est pas le seul facteur capable d'agir sur les processus amenant à fleurir.

En 1918, GASSNER entreprend une étude des caractéristiques physiologiques des céréales d'hiver et de printemps. On sait que, lorsqu'on sème au printemps des races d'hiver typiques, la levée se produit (la croissance peut être excellente), mais la floraison est impossible. GASSNER explique ce phénomène en démontrant que, pour fleurir, les variétés

d'hiver doivent subir une période de froid pendant la première partie de leur développement.

Sur la base de cette constatation, LYSENKO développe en 1927 la méthode, maintenant classique, de vernalisation des blés, l'appliquant à la pratique agricole. Il trouve que la période de froid ne doit pas être obligatoirement fournie lorsque le blé a germé et est à l'état de plantule, mais qu'elle peut être donnée au grain imbibé d'eau. La vernalisation peut se faire dans n'importe quelle durée de jour; elle demande seulement une certaine température et un certain degré d'humidité pendant un certain temps.

Dans l'esprit de LYSENKO, ces constatations devaient avoir deux conséquences théoriques.

D'une part, la température fournie au grain imbibé qui ne manifeste pas encore de croissance, a cependant un effet marqué sur la mise à fleur ultérieure. Dès lors, les processus de la croissance (correspondant à une augmentation de la taille et du poids) sont à distinguer des processus du développement aboutissant à la floraison.

D'autre part, le fait que le traitement par le froid est localisé dans le temps et qu'après la vernalisation, le végétal demande une température plus chaude, oblige à admettre que des changements se produisent au cours du développement dans les besoins du blé. Une première phase où le froid est nécessaire se situe à la germination; son achèvement conduit à une deuxième phase qui demande essentiellement une température élevée et des jours longs. L'accomplissement des phases successives permet la progression du développement vers la floraison. LYSENKO appelle la première phase, une *thermophase*, et la deuxième une *photophase*.

Une expérience de MELNIK (1932) met en relief la succession des phases du développement chez les blés d'hiver. MELNIK sème en même temps, d'une part du blé d'hiver vernalisé, et d'autre part du blé non vernalisé. Il les soumet les uns et les autres à deux traitements, de jours courts et de jours longs. Dans les séries vernalisées, le blé réagit à la longueur du jour; il fleurit en jours longs et



Fig. 2. — L'expérience de MELCHERS sur *Hyoscyamus niger* (voir MELCHERS, 1950).

En haut : sujets non vernalisés; en bas : sujets vernalisés.

A gauche : en jours longs; à droite : en jours courts. On voit qu'avant la vernalisation la plante ne distingue pas les jours courts des jours longs, si ce n'est par la forme de ses feuilles, en particulier la longueur des pétioles.

reste végétatif en jours courts. Au contraire, dans les séries non vernalisées, le blé ne fleurit pas : il reste végétatif de la même manière en jours longs et en jours courts.

Pareil enchaînement des rapports entre la plante et le milieu est mis en évidence dans d'autres travaux, par exemple, ceux de MELCHERS.

MELCHERS étudie diverses races annuelles et bisannuelles d'*Hyoscyamus niger*. Les races bisannuelles demandent une température basse à une phase précise de leur développement. Les plantes vernalisées — chez lesquelles la température basse a été donnée —

sont sensibles à la durée du jour; pour fleurir, elles réclament des jours longs. Les plantes non vernalisées restent insensibles : elles ne fleurissent, ni en jours longs, ni en jours courts (il y a seulement une légère différence dans la forme des feuilles obtenues; MELCHERS, 1950; fig. 2). La réalisation de la thermophase froide conditionne l'installation de la photophase se déroulant en jours longs.

Des faits du même genre ressortent des travaux de BLAAUW et de ses collaborateurs. BLAAUW (1920-1940) s'occupe de la floraison de plantes à bulbes : tulipe, jacinthe, narcisse, iris, etc... Lorsque les bulbes viennent d'achever leur formation, au moment où les feuilles fanent, ils ne présentent aucune ébauche florale. Les ébauches se forment par la suite pendant la période de repos. Le processus de formation est très sensible à la température : il y a une température optimale et d'autres moins favorables, voire absolument nuisibles. Cependant, pour que la température optimale agisse favorablement, il faut que le bulbe ait au préalable une grosseur suffisante. BLAAUW utilise couramment la durée du jour (voir aussi à ce sujet RASUMOV, 1935) pour contrôler cette grosseur.

Une fois de plus, deux phases se succèdent, distinctes par leurs exigences : une photophase au cours de laquelle le bulbe grossit et une thermophase où s'initient les ébauches.

Un travail de HARTSEMA, publié en 1947, montre que, dans la thermophase, les bulbes d'*Allium cepa* supportent une température élevée (23 °C) au début du repos, à condition qu'elle soit suivie d'une température basse (9 °C), mais ils n'acceptent pas l'inverse : une température basse (9 °C) suivie d'une température élevée (23 °C)¹.

1. Si on traite plusieurs séries de bulbes par des températures maintenues constantes pendant plusieurs semaines, l'optimum se situe à 13°, donné pendant 28 semaines. Il n'y a pas la moindre tendance à la formation d'ébauches au-dessus de 22 °C ou en dessous de 5 °C. On peut cependant aboutir au résultat obtenu à 13 °C pendant 28 semaines, en donnant 15 semaines à 23 °C puis 13 semaines à 9 °C. Mais il est impossible d'y parvenir en donnant d'abord 9 °C (15 semaines), puis ensuite 13 °C (13 semaines).

La nature physiologique des phases est claire : c'est le fonctionnement de la plante qui, se modifiant, exige à telle période des conditions de milieu qui ne sont plus nécessaires à telle autre.

3. La photophase.

Un certain nombre de plantes ont, comme le blé d'hiver, une thermophase et une photophase bien définies, dont les limites apparaissent clairement et qui se succèdent dans le cours du développement. Mais beaucoup d'espèces ne présentent pas une telle succession d'une manière évidente. La localisation des phases — surtout celle de la photophase — y est difficile; elle a souvent échappé à l'attention des premiers expérimentateurs.

Lorsque TOURNOIS, par exemple, affirme que la durée courte du jour peut provoquer la floraison des chanvres, ou encore lorsque GARNER et ALLARD distinguent des plantes de « jours longs » et de « jours courts », ils ne préjugent pas du moment où la durée du jour intervient.

Ce n'est que récemment que ce moment est envisagé par quelques auteurs.

En 1942, HARDER et VON WITSCH prouvent que, chez *Kalanchoe blossfeldiana*, des jours courts (de 9 h.) appliqués à partir de la germination ne provoquent pas la floraison, même après 6 semaines de traitement, tandis que 8 jours courts suffisent à faire fleurir, si le sujet traité est âgé de 12 semaines et a grandi jusqu'alors en jours longs. Si le sujet a 17 semaines, 4 jours courts suffisent.

Chez *Begonia semperflorens*, SIRONVAL (1951) constate que la plante n'est jamais indifférente à la durée des jours, mais qu'elle réagit différemment à ce facteur selon son stade. Au début du développement, les limbes sont plus grands en jours longs qu'en jours courts. C'est le contraire par la suite : les limbes deviennent beaucoup plus grands en jours courts qu'en jours longs. En même temps, la floraison se déclanche en jours longs, tandis qu'elle est retardée en jours courts.

Travaillant sur le fraisier des quatre-saisons à fruits rouges, le même auteur (1951) applique les jours courts à différentes étapes du développement, les plantes étant cultivées jusque-là dans des conditions absolument normales. Il montre que les jours courts n'arrêtent le développement qu'à un certain degré de son avancement (correspondant à la présence de feuilles d'une certaine forme); auparavant le développement est seulement ralenti.

Chez *Cannabis sativa*, PETIT (1952) indique qu'il faut distinguer une période insensible et une période sensible à la durée des jours. La période insensible suit immédiatement la germination; elle s'étend sur une vingtaine de jours. Ensuite, la plante devient sensible : elle fleurit aussitôt qu'elle reçoit des jours courts.

WELLENSIEK (1953) observe des faits du même genre chez *Campanula medium*. Il appelle « période juvénile » une période commençant au semis, et dans laquelle la plante est incapable de réagir à la durée relative des jours et des nuits. A la fin de cette période, « la réponse augmente rapidement jusqu'à un maximum. » (voir WELLENSIEK, DOORENBOS et DE ZEEUW, 1954.)

Dans tous ces cas, le contrôle de la floraison par la durée du jour semble intervenir à un moment déterminé du développement. On peut chercher à définir une photophase physiologique au cours de laquelle la photopériode est le facteur écologique décisif.

4. Les facteurs accessoires dans la photophase.

Ces dernières années, quelques caractéristiques très spéciales du milieu ont révélé leur action dans le cadre de l'alternance des jours et des nuits. Nous en envisageons deux : d'une part, la plante réagit différemment à la durée des jours selon la température ambiante; d'autre part, elle est capable de distinguer la qualité de la lumière qu'elle reçoit.

L'intervention de la température fut démontrée dès 1938 par ROBERTS et STRUCKMEYER. Le phénomène a été souvent confir-

mé par la suite (voir en particulier LANG et MELCHERS, 1943; PARKER et BORTHWICK, 1939-1943; WELLENSIEK, 1952).

En travaillant avec des températures différentes de jour et de nuit, WENT (1946) puis TROUPIN (1946) ont en outre constaté que la température convenable n'est généralement pas la même de jour que de nuit. Elle est souvent plus basse la nuit. WENT s'est intéressé aux relations entre cet effet (le thermopériodisme) et la croissance des plantes, tandis que TROUPIN travaillant sur *Mercuriale*, s'est occupé de son incidence sur la floraison.

L'influence de la qualité de la lumière a été expérimentée entre 1933 et 1946 par FUNKE. FUNKE cultive en plein air toute une série d'espèces de jours courts ou de jours longs. Il laisse à la lumière ordinaire entre 7 h. le matin et 15 h. l'après-midi (soit durant 8 h.); le reste de la journée, il fait 4 séries : l'une est placée à l'obscurité; les trois autres sous des vitres blanches, bleues ou rouges, choisies telles que l'intensité lumineuse parvenant aux feuilles soit à peu près la même dans les trois cas. D'une façon générale, les plantes de jours courts refusent de fleurir dans les trois séries (blanche, rouge et bleue) où le jour est allongé au delà de 8 h., et elles fleurissent dans la série « noire ». Celles de jours longs, au contraire, fleurissent dans les séries blanche, rouge et bleue, et restent végétatives dans la série « noire ». Cependant, bien que la lumière reçue soit à peu près de même intensité, l'action des couleurs rouge et bleue n'est pas équivalente : chez certaines espèces, le rouge est plus efficace que le bleu; chez d'autres, c'est l'inverse.

Le travail de FUNKE (comme d'ailleurs une série d'autres analogues, en particulier de RASUMOV, 1933, de WITHROW et BENEDICT, 1936, de KATUNSKIJ, 1937, de KLESHNIN, 1943 et 1946, etc...) a le défaut d'utiliser des filtres dont la longueur d'onde n'est pas bien définie et de ne pas se baser sur une mesure exacte des énergies.

On doit à BORTHWICK, PARKER et HENDRICKS et leurs collaborateurs (1946, 1948, 1950, etc...) d'avoir apporté dans ce domaine une grande précision. Ces auteurs travaillent avec un spectroscopie qui leur fournit de fines

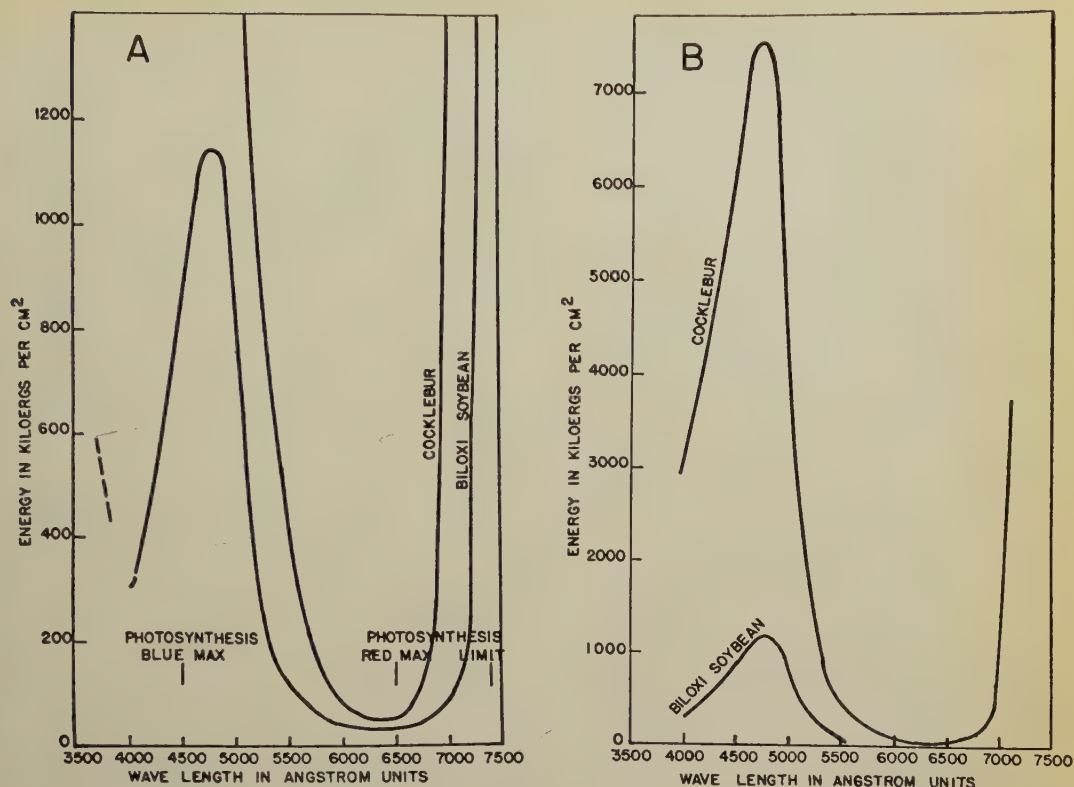


Fig. 3. — Courbes de PARKER, HENDRICKS, BORTHWICK et SCULLY (1946) montrant l'efficacité des rayons de diverses longueurs d'onde dans la réaction photopériodique chez deux plantes de jours courts. Les courbes A et B sont obtenues avec des dispositifs expérimentaux un peu différents; mais, dans les deux cas, les rayons rouges (entre 6.000 et 6.500 Å) sont les plus efficaces : avec une faible énergie (en ordonnée) leur effet est équivalent à celui qu'on obtient pour des énergies beaucoup plus considérables dans les autres longueurs d'onde.

plages de longueur d'onde. L'effet sur la plante est rapporté, pour chaque longueur d'onde, à l'énergie incidente par cm² de limbe. Les auteurs dressent une courbe de l'efficacité des lumières de diverses qualités.

Les mesures effectuées donnent exactement la même courbe pour les plantes à jours courts et à jours longs expérimentées. On la retrouve aussi bien chez les végétaux verts que chez les variétés albinos. Le maximum d'efficacité est dans le rouge aux environs de 650 mμ. L'efficacité diminue rapidement lorsqu'on passe de 650 à 500 mμ, ou lorsqu'on va au delà de 680

mμ vers 700-720 mμ (figure 3). La netteté du maximum de l'efficacité aux environs de 650 mμ semble indiquer qu'un pigment absorbant dans cette région est impliqué dans la perception de la photopériode. ¹

1. Il importe de remarquer que cette conclusion ne semble pas cadrer avec certains faits décrits par FUNKE et retrouvés pour l'essentiel par WASSINK et ses collaborateurs (WASSINK, SLUYSMANS et STOLWIJK, 1950, WASSINK, STOLWIJK et BEEMSTER, 1951; voir : STOLWIJK, 1952). D'autre part, il est difficile d'admettre l'intervention unique de la chlorophylle comme telle, puisque les albinos montrent le même spectre d'efficacité que les végétaux verts.

Partant d'observations anciennes de FLINT et MC ALISTER (1935) et de RESÜHR (1939), BORTHWICK et ses collaborateurs ont en outre montré récemment (1954) que le spectre d'efficacité décrit pour la promotion de la floraison est valable en ce qui concerne l'excitation par la lumière de la germination des graines de laitues. Le même spectre d'efficacité est décrit en étudiant l'effet de la lumière sur l'élongation des tiges de plantules de *Hordeum vulgare* (BORTHWICK, HENDRICKS et PARKER, 1951) de telle sorte qu'actuellement la lumière paraît contrôler par l'intermédiaire d'un même type de pigments (le maximum d'efficacité est partout à 650 m μ), une série d'activités différentes de l'organisme végétal.

Enfin il apparaît (BORTHWICK, HENDRICKS, PARKER, TOOLE et TOOLE, 1952) que l'infrarouge (autour de 730 m μ) a un effet antagoniste à l'égard du rouge (autour de 650 m μ) dans les diverses activités étudiées.

BORTHWICK et ses collaborateurs (1952) admettent que le pigment intervenant dans la perception des radiations lumineuses peut être transformé réversiblement (dans un sens ou dans l'autre, selon la longueur d'onde, rouge ou infrarouge), ou impliqué dans une transformation chimique complexe. Les auteurs ignorent la nature exacte du pigment en jeu, mais ils sont enclins à penser qu'il s'agit d'un groupement chromophore constitué par une chaîne ouverte tétrapyrrolique conjuguée, proche parente de la molécule de chlorophylle des

végétaux verts (PARKER, HENDRICKS, BORTHWICK et JENNER, 1952).

* * *

L'examen des faits connus conduit à quatre conclusions principales :

1. Chez une série de plantes supérieures, les modalités du développement aboutissant à leur floraison sont sensibles à certaines conditions du milieu extérieur. Pour beaucoup d'espèces, la durée des jours est l'une de ces conditions : la floraison a lieu seulement lorsque les plantes sont cultivées dans un jour de longueur adéquate. C'est le phénomène du **photopériodisme**.

2. Les rapports entre chaque espèce et le milieu se présentent comme variant au cours du développement. Il existe des **phases physiologiques** particulièrement sensibles, dans lesquelles le développement exige absolument la réalisation de telle ou telle condition extérieure.

3. En particulier, on peut définir chez beaucoup de plantes photosensibles une période relativement courte au cours de laquelle la durée des jours est absolument déterminante pour le déclenchement de la floraison (**photophase**).

4. La sensibilité de la plante à la durée des jours est liée au régime des températures ainsi qu'à la qualité de la lumière donnée. Cette dernière propriété semble indiquer que la photopériode est perçue par un pigment impliqué dans une réaction réversible et absorbant dans la région rouge du spectre (maximum d'absorption à 650 m μ).

B. La nature du contrôle photopériodique de la floraison.

Les exigences strictes de beaucoup de plantes à l'égard de la durée du jour dans la photophase du développement suggère l'idée que cette durée règle des synthèses chimiques ou des échanges de substances indispensables au déclenchement de la floraison.

Certains auteurs (GRAINGER notamment, 1940-1941), reprenant une hypothèse ancienne

de KLEBS (1918), pensent que la floraison résulte de l'installation d'un métabolisme caractérisé par un rapport Carbone/Azote déterminé. Mais une série d'expériences, faites dans des circonstances diverses et sur un matériel végétal varié, ont amené à formuler des vues théoriques moins générales. Les expériences de MOSHKOV (1936) et de KNOTT (1934)

sont décisives à cet égard. Ces auteurs démontrent que la photopériode est perçue par la feuille. Une seule feuille, en photopériode convenable, suffit à induire la floraison d'un méristème, même si ce méristème est maintenu dans des conditions inadéquates. On est ainsi amené à supposer que la feuille synthétise un stimulus migrant vers les méristèmes et capable d'y provoquer la floraison (KNOTT, 1934).

Cette interprétation reprend une vue ancienne de SACHS; elle a été d'emblée couramment admise. CAJLAHJAN lui donne en 1936-1937 une forme absolument nette à la suite d'essais où une feuille de *Perilla* induit la floraison à travers une greffe. L'auteur admet non seulement la synthèse, mais encore l'accumulation dans la feuille d'un ou plusieurs produits qui agiraient à la manière d'une hormone florigène spécifiquement active.

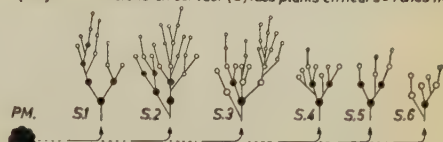
1. L'hypothèse de l'hormone florigène.

L'hypothèse de KNOTT-CAJLAHJAN a provoqué une foule de travaux maintenant classiques. On a d'abord démontré qu'une plante de jours courts peut induire, à travers une greffe, la floraison d'une plante de jours longs, ce qui indique l'identité du stimulus florigène supposé dans les deux catégories de plantes. On a essayé ensuite de capter l'hormone en la faisant passer à travers des films de liquides (de l'eau, des graisses, des émulsions diverses) ou à travers de l'agar. Tous ces essais se sont avérés vains; sauf dans quelques cas (qu'il n'a d'ailleurs pas été possible de reproduire) la transmission du stimulus à travers un « pont » a régulièrement échoué.

SIRONVAL (1948, 1951) trouve que chez le fraisier des quatre-saisons, l'hypothèse florigène est en accord avec un certain nombre de faits (figure 4) :

1. quand la plante passe de l'état végétatif à l'état sexué, à peu près tous les méristèmes fleurissent simultanément, même s'il s'agit par exemple de jeunes plantes en contact avec leur plante-mère. Un déclic florigène se répand brusquement dans l'ensemble du végétal;

1. La première floraison se présente simultanément sur la plante-mère (PM) et les stolons en contact (S). Les plants en fleurs = ronds noirs.



3. Une seule feuille de la plante-mère en fleurs suffit à la floraison d'un plant.



Fig. 4. — Schéma des 3 arguments principaux qui permettent de postuler l'existence d'un stimulus floral chez le fraisier des quatre-saisons et de localiser son origine (voir le texte).

2. une fois la floraison déclanchée, tous les plants formés au contact de la plante-mère en fleurs fleurissent régulièrement après avoir fait trois ou quatre feuilles seulement; mais si on les isole très jeunes de la plante-mère en coupant le filet, ils deviennent incapables de fleurir : leur floraison est induite par des produits reçus de la plante-mère en contact.

3. enfin, il est facile de prouver que les éléments favorables à la floraison viennent des feuilles adultes de la plante-mère : des plants isolés avec de telles feuilles arrivent à fleurir tout à fait normalement.

Cependant, chez le fraisier, comme chez les autres végétaux, il ne paraît pas que les éléments florigènes puissent passer à travers un film d'eau ou de graisses; il n'a pas été possible jusqu'ici de les capter dans un solvant.

Cette circonstance rend difficile une expérimentation en vue de l'isolement par des

techniques de diffusion analogues à celles employées dans le cas de l'auxine.

D'ailleurs, certains faits ne cadrent pas parfaitement avec l'hypothèse de KNOTT-CAJLAHAN et autorisent la critique. En 1925 déjà, GARNER et ALLARD séparent des tiges de *Cosmos sulfureus* en des niveaux soumis à des régimes photopériodiques différents; ils constatent que certains de ces niveaux fleurissent, pendant que d'autres restent végétatifs. Dans ce cas, il n'y aurait pas transfert du stimulus de l'endroit en fleurs vers l'endroit végétatif.

En réalité, comme MOSHKOV (1937) le démontre, un stimulus est effectivement transporté, mais son action florigène est inhibée par les feuilles de la zone maintenue en photopériode inadéquate. L'inhibition peut être levée par l'enlèvement de ces feuilles. Les travaux de HAMMER et BONNER (1938) sur *Xanthium*, et de LOEWING (1938) sur *Soja* confirment ce résultat. L'idée naît que la feuille en mauvaise photopériode ne reste pas passive, mais exerce une influence inhibitrice sur l'initiation des fleurs.

2. L'hypothèse antiflorigène.

La découverte de divers cas d'inhibition est à l'origine des vues récentes de LONA (1948; 1950). Cet auteur travaille sur *Chenopodium amaranticolor*. Il cultive en jours longs (inadéquats pour la floraison) et fait deux séries. Dans la première, les plantes sont débarrassées de leurs feuilles au fur et à mesure qu'elles se présentent; on leur fournit une solution nutritive sucrée. Dans la deuxième, les plantes restent munies de leurs feuilles. La floraison se produit après 20 à 30 jours dans la première série en l'absence de feuilles (80% des cas), tandis qu'elle n'a pas lieu dans la deuxième, en leur présence. LONA conclut que *Chenopodium amaranticolor* peut fleurir en jours longs; s'il ne le fait pas, c'est que les feuilles fabriquent, dans ces conditions, des produits nuisibles. Analysant d'autres exemples du même genre, LONA écrit que dans le cas des plantes de jours courts la théorie florigène de KNOTT-CAJLAHAN « semble inadéquate à expliquer le méca-

nisme de la floraison en rapport avec les facteurs photopériodiques et qu'une subordination du phénomène à des processus inhibiteurs s'organisant dans des conditions de jours longs apparaît, dès lors, comme toujours plus probable ». (1948.) Pour LONA, ce qui est décisif dans l'action de la photopériode, ce n'est pas la formation d'un processus florigène, mais la levée de l'inhibition d'un processus anti-florigène.

RESENDE (1949), VON DENFFER (1950) et plus récemment WELLENSIEK, DOORENBOS et DE ZEEUW (1954) adoptent une position voisine. Ces derniers citent un travail de DE ZEEUW (1954) d'après lequel les jeunes feuilles retardent la floraison chez certaines espèces considérées comme indifférentes à la photopériode. La levée de l'inhibition venant des jeunes feuilles serait décisive pour l'initiation des fleurs. Selon WELLENSIEK, l'inhibition ne réside pas nécessairement dans la production d'une substance; il pourrait s'agir d'autre chose.

La nature de l'influence inhibitrice sur la floraison est présentée de diverses manières. Certains auteurs pensent, comme LONA, à une hormone antiflorigène; mais d'autres admettent simplement, comme LANG (1952), que « les feuilles non induites empêchent le transport de l'hormone florigène venant des feuilles induites »; d'autres encore invoquent l'existence d'une substance spécifique, formatrice de feuilles (leaf forming substance) qui dériverait du florigène inhibant ainsi son action (voir par ex. GREGORY, 1948). La « métaplasine » de HARDER est apparentée à ce dernier type d'hypothèse. HARDER et ses collaborateurs ont effectué de multiples expériences sur *Kalankoe blossfeldiana* et sur *Rudbeckia bicolor* (voir en particulier, HARDER et VON WITSCH, 1940; HARDER et SPRINGORUM, 1947). Ils insistent sur les changements de forme des feuilles, les modifications d'allongement des entrenœuds, et diverses autres variations morphologiques se produisant en rapport avec la photopériode appliquée. Leur travail vaste et fouillé indique que la photopériode ne touche pas seulement la possibilité de fleurir, mais qu'elle agit aussi sur des aspects liés à

la vie végétative. Selon HARDER (1948), ces aspects dépendraient de la production d'une « substance modifiant la forme et la structure d'organes végétatifs variés », la métaplasine.¹

3. Le rôle du méristème dans le contrôle photopériodique de la floraison.

L'hypothèse de la métaplasine de HARDER — comme la plupart de celles relatives à une éventuelle transformation de l'hormone florigène en un inhibiteur antiflorigène, ou en une substance formatrice de feuille — constitue une tentative légitime d'interpréter l'action de la photopériode sur la forme des feuilles — ou sur le maintien d'aspects végétatifs — par une théorie du même type que celle de l'hormone florigène.

Mais les effets de la durée des jours sur la forme des feuilles ou d'autres aspects végétatifs, peuvent donner lieu à des interprétations différentes. Certains auteurs insistent sur le fait que beaucoup d'indices morphologiques ou anatomiques reflètent le fonctionnement changeant des méristèmes au cours du développement de la plante (voir en particulier BOUILLENNE, 1927-1928; KRENKE, 1933-1937; BOUILLENNE, KRONACKER et de ROUBAIX, 1940; ASHBY et WANGERMAN, 1949; etc...). Quelques autres font remarquer que la floraison exprime le terme de ces changements fonctionnels dans le méristème et qu'il est dès lors difficile de l'en séparer trop radicalement en imaginant des processus absolument et nécessairement distincts.

SIRONVAL (1949-1951) trouve chez le fraisier, puis chez *Begonia semperflorens* (1951), une action nette de la photopériode sur la forme des limbes. Chez le fraisier, lorsque les jours sont longs, la forme des feuilles successives se complique rapidement à partir du semis; le développement progresse vite, et la floraison se produit tôt. Inversement, lorsqu'à partir du semis les jours sont courts, la forme des feuilles évolue lentement; le développement est retardé et la floraison se

produit tard, ou ne se produit pas. Chez *Begonia*, d'autres aspects, comme l'allongement des entre-nœuds, l'épaississement de la base de la tige, dépendent aussi de la durée des jours. Des phénomènes analogues sont observés par PETIT (1952) chez le chanvre, par LONA (1949) chez *Chenopodium amaranticolor*, etc...

Contrairement à HARDER, SIRONVAL met l'accent sur le fait que l'évolution de la forme des feuilles n'est pas un phénomène distinct du développement; bien au contraire, elle constitue l'un des indices de sa progression. Selon cet auteur, il n'y a pas lieu de séparer l'action de la photopériode sur la forme des feuilles successives, de son action sur le développement et la floraison.

SIRONVAL propose l'hypothèse d'un stimulus favorable au développement. Il suppose que ce stimulus est synthétisé dans les feuilles en photopériode convenable et qu'il migre vers les méristèmes. Son action s'exerce, non seulement sur la floraison, mais en général sur la progression du développement; elle se marque, *bien avant la floraison*, dans l'évolution de la forme des feuilles, reflet des modifications progressives que subit l'état des méristèmes sous son influence. Au terme de cette évolution, les effets du stimulus favorable s'expriment dans une activité méristématique nouvelle : l'élaboration de la fleur. Dans cette hypothèse, la considération de l'état changeant du méristème au cours du développement (sa structure, son fonctionnement, son âge, y compris son activité biochimique) est essentielle.

L'utilité de tenir compte de l'état du méristème, dans l'interprétation du déclenchement de la floraison ressort de plusieurs expériences.

Comment expliquer autrement, par exemple, les résultats d'AVAKIAN (1948)? Cet auteur cultive en jours longs des choux de 2 ans, vernalisés, jusqu'au déclenchement de leur floraison. Il greffe sur ces choux en fleurs et en jours longs de jeunes greffons n'ayant pas encore un an, non vernalisés, qu'il maintient à l'obscurité continue. Dans ces conditions, bien que les porte-greffes fleurissent, les greffons restent végétatifs.

1. Un produit antagoniste de la métaplasine se formerait, selon HARDER, dans des conditions opposées de durée de jours.

Faisant ensuite l'expérience inverse, AVAKIAN greffe des choux, cette fois vernalisés, à la deuxième année de leur végétation, sur des choux d'un an placés en jours longs. Les greffons de deux ans vernalisés restent à l'obscurité continue, et pourtant ils arrivent à fleurir, bien que, de leur côté, les jeunes porte-greffes restent végétatifs.

Il est évident d'une part que, dans les deux cas, des produits favorables à la floraison sont fabriqués par le porte-greffe; et d'autre part, que le greffon utilise ces produits seulement lorsque son méristème en est devenu stadialement capable.

C'est une particularité générale des actions hormonales — et BOUILLENNE le soulignait encore récemment (1955) — de s'exercer exclusivement sur un organe spécifiquement déterminé et préalablement préparé à répondre.

Une conclusion analogue résulte de l'étude des plantes parasites, en particulier des Cuscutes. Contrairement à ce qui a d'abord été affirmé par HOLDWORTH et NUTMAN (1947), ces plantes peuvent fleurir sur un hôte végétatif; comme elles peuvent rester un certain temps végétatives sur un hôte en fleurs. LONA en donne une excellente démonstration (1953), confirmée récemment à Liège par M. FRITSCHÉ (communication personnelle). Visiblement, on constate parfois que le méristème des Cuscutes est stadialement susceptible de réagir à des produits florigènes venant de l'hôte au moment où ce dernier n'est pas encore lui-même réactionnel; tandis que, dans d'autres cas, le méristème des Cuscutes n'est pas à même de réagir, au moment où l'hôte est en fleurs et peut lui fournir le florigène.

L'importance de l'état du méristème ressort également d'une expérience de ZIERACKS (1952). L'auteur fait fleurir toute une série de plantes annuelles en ne leur laissant que les cotylédons ou les feuilles primordiales. Il démontre que ces organes sont photosensibles et par conséquent capables d'induire à eux seuls la floraison. Mais, bien qu'ils soient présents dès la germination, leur action se marque seulement après que la plante a fait au préalable une série de feuilles, correspondant à une évolution nécessaire des propriétés méristématiques.

* * *

L'ensemble des données peut se résumer en admettant les points suivants :

1. Durant la photophase, la photopériode est perçue par les limbes;

2. Selon la durée de jour appliquée, il s'établit entre les limbes et le méristème des rapports substantiels favorables, ou au contraire défavorables, à la progression du développement vers la floraison;

3. Dans les conditions de rapports favorables, la manifestation finale de la floraison dépend de l'évolution des propriétés méristématiques jusqu'à un état fonctionnel adéquat.

Cependant, **la nature exacte des rapports entre limbes et méristèmes n'est pas connue.** L'hypothèse de stimuli hormonaux divers venant des limbes et agissant dans les méristèmes, proposée communément, est admise sous des formes variables selon les auteurs. On se trouve notamment en présence de deux attitudes théoriques opposées : celles des partisans du « florigène » et celle des défenseurs de l'« antiflorigène ».

C. La réaction photopériodique des limbes.

La recherche du « florigène » (ou de l'« antiflorigène ») a conduit les physiologistes à expérimenter le comportement des végétaux photosensibles dans les photopériodes

les plus diverses avec l'espoir de trouver trace des réactions qui aboutiraient, dans les limbes, aux productions hormonales supposées.

1. Le comportement des plantes dans divers systèmes photopériodiques.

Une série de travaux étudient les effets de durées de jours de plus en plus longues combinées aux périodes d'obscurité correspondantes dans le cadre d'une alternance de 24 h. (voir notamment MOSHKOV (1940); LANG et MELCHERS (1943), etc...). Ils précisent les propriétés photopériodiques fondamentales des plantes de jours longs et de jours courts.

Les plantes typiquement de jours courts ne fleurissent, ni lorsque le jour est trop long, ni lorsqu'il est trop court. Elles exigent à la fois un jour et une nuit ayant au moins une certaine durée limite. Par exemple, pour la variété de Chrysanthème « Chrysanthémiste Lyonnet » étudiée par MOSHKOV (1940), le jour doit dépasser 4 h., et il doit rester inférieur à 14 h., laissant une nuit d'au moins 10 h.

Au contraire, les plantes typiquement de jours longs fleurissent même si l'éclairement est continu (24 h. sur 24). Elles n'ont pas besoin d'une période obscure. Mais il leur faut absolument une période lumineuse, d'une certaine durée (assez longue). Par exemple, *Hyoscyamus niger*, étudié par LANG et MELCHERS, ne fleurit que si le jour dure au moins 10 heures.

La différence de comportement à l'égard de l'obscurité s'observe avec une grande netteté lorsqu'on étudie les effets de courtes périodes de lumière données pendant la nuit.

Une plante de jours courts, comme *Kalanchoe blossfeldiana*, cultivée en jours courts (où elle devrait fleurir) est maintenue à l'état végétatif par un seul éclair lumineux, même très court (par exemple, une seule minute!), donné au milieu de la nuit. L'effet est signalé chez un grand nombre d'espèces de jours courts depuis le travail de HAMNER et BONNER en 1938. HARDER et BODE (1943) indiquent que chez *Kalanchoe blossfeldiana* l'inhibition de la floraison par l'éclair nocturne est faible au début de la nuit, croit ensuite jusqu'à un maximum au milieu de la nuit, puis diminue.

Les plantes de jours longs ont un comportement symétrique. CLAES (1946) cultive en

jours courts une plante de jours longs typique, *Hyoscyamus niger*, et éclaire durant une heure ou deux à différents moments de la nuit. Dans ces conditions, la plante fleurit, bien qu'elle soit en jours courts. La floraison est d'autant plus marquée que l'éclairement nocturne se rapproche du milieu de la nuit.

A ces données bien connues, se sont ajoutées récemment les faits brusquement révélés par l'emploi d'alternances de périodes d'éclairement et d'obscurité sortant du cadre de 24 h.

SCHMITZ (1951) est l'un des premiers à expérimenter systématiquement ces rythmes anormaux. Il utilise, par exemple, des jours de 8 h. alternant avec des nuits de 20, 24 ... 40 heures (le cycle est alors de 28, 32 ... 48 heures); ou des jours très longs, jusqu'à 19 h., alternant avec des nuits de 11, 15, 19, etc... jusqu'à 29 heures.

Son travail démontre que *Kalanchoe blossfeldiana* peut fleurir dans des rythmes absolument inconnus dans la nature. Ainsi, cette espèce de jours courts arrive à faire des fleurs en jours longs, lorsqu'on prend soin d'allonger parallèlement la nuit. De même, elle fleurit en jours trop courts, lorsque la nuit est parallèlement raccourcie. Analysant cette propriété, SCHMITZ constate qu'il existe d'une part une photopériode maxima (entre 16 et 19 h.) au delà de laquelle l'allongement parallèle de la nuit — si considérable soit-il — ne permet plus la mise à fleur; et d'autre part, une durée de nuit minima (de 9 h.) en deçà de laquelle la floraison n'a jamais lieu, même en jours infiniment courts.

Reprenant des expériences de HAMNER et BONNER (1938) et de HARDER et BODE (1943), CARR (1952), BÜNSOW (1953), ainsi que WAREING (1953-1954), utilisent des jours courts, en alternance avec des nuits anormalement longues (de 45, 48 et même 60 h.), et étudient les effets d'éclairs nocturnes. Ils constatent que, lorsque la nuit est très longue (de plus de 24 heures), l'éclair lumineux peut inhiber complètement la floraison de plantes de jours courts s'il se produit à une certaine distance (relativement faible) du début ou de la fin de la période obscure, tandis qu'il est

plutôt favorable vers le milieu de la longue nuit. Ce phénomène — différent de celui qu'on constate en nuits plus courtes, par exemple de 16 h. — s'observe dans toutes les nuits supérieures à 24 heures, y compris les plus longues jusqu'à 60 heures.

Des expériences récentes de HUSSEY (1954) apportent des données analogues sur les plantes de jours longs. L'effet de l'éclair nocturne est dans ce cas inversé : il est favorable près du début ou de la fin de la longue nuit.

2. Les théories sur la synthèse du florigène.

Deux tendances se partagent l'interprétation théorique des faits. La première suppose que des synthèses se produisent soit de jour, soit de nuit, et aboutissent à l'hormone florigène. La seconde fait appel à une notion spéciale : celle de rythme endogène (BÜNNING, 1936).

Les interprétations du premier type expliquent les différences entre plantes à jours longs et à jours courts en admettant des chimismes distincts.

D'une part, chez les plantes à jours courts, la nécessité d'une période d'obscurité assez longue et d'une période de lumière assez courte conduit à supposer deux réactions complémentaires, l'une obscure, l'autre lumineuse, conjointement indispensables à la production du produit favorable à la floraison (fig. 5).

D'autre part, chez les plantes à jours longs, la non-exigence d'une période obscure et la nécessité d'un jour long font ressortir le rôle déterminant de la période lumineuse. On est conduit à admettre une production hormonale se faisant entièrement à la lumière. Les auteurs supposent deux réactions successives, toutes deux lumineuses, conduisant au florigène. La première exigerait un certain temps avant d'être suivie de la seconde, qui serait empêchée par l'obscurité (fig. 5).

Dans ces interprétations, la part de l'obscurité à la synthèse du florigène apparaît comme fondamentalement différente selon que les plantes sont de jours courts ou de jours longs.

VAN DE SANDE-BACKHUYZEN (1951-1953)

1. CHEZ LES PLANTES À JOURS COURTS :

Schéma de Hamner, admis en principe par Harder et Bode

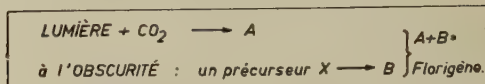
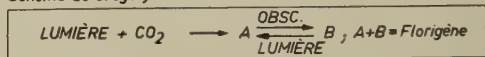
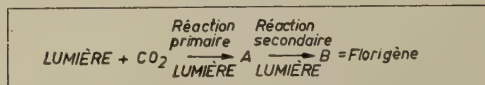


Schéma de Grégory



2. CHEZ LES PLANTES À JOURS LONGS :

Schéma de Hamner, repris pour l'essentiel par Gregory



3. AUSSI BIEN CHEZ LES PLANTES À JOURS COURTS QU'À JOURS LONGS :

Schéma de Van de Sande Bakhuyzen

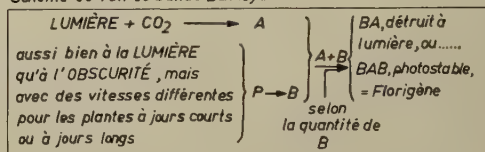


Fig. 5. — Schémas de quelques théories proposées dans la littérature pour interpréter la réaction photopériodique chez les plantes à jours courts et à jours longs (voir le texte).

a essayé d'unifier les hypothèses. Il part d'un schéma de HAMNER (voir sur la figure 5) et le modifie.

D'une part, à la lumière, une substance (A) se forme en présence de CO₂; d'autre part, tant à la lumière qu'à l'obscurité un produit (B) est synthétisé à partir d'un précurseur (P). (A) se combine constamment à (B) pour donner (AB), dans lequel (B) cesse d'être photostable et est détruit à la lumière. Si au moment où (AB) se forme, il reste encore du produit (B), (AB) se recombine à lui pour donner (BAB) photostable correspondant au florigène.

Chez les plantes de jours courts, la vitesse de formation de (B), *b*, est comprise entre une et deux fois la vitesse de formation de (A), *a*. Quand (AB) se forme à la lumière, il ne reste jamais assez de (B) pour donner (BAB) stable; dans la combinaison (AB), (B) est constamment détruit à la lumière : une période d'obscurité est nécessaire pour qu'on obtienne (AB), puis le florigène (BAB).

Chez les plantes de jours longs, la vitesse *b* de formation de (B) est toujours au moins deux fois

supérieure à a , vitesse de formation de (A). Il y a, à chaque instant, au moins 2 (B) en présence d'un seul (A); (BAB) stable peut se former, même à la lumière. La plante n'a pas besoin d'obscurité pour fleurir.

VAN DE SANDE-BACKHUYZEN applique son schéma à quelques espèces de jours courts et de jours longs dont les propriétés photopériodiques sont bien connues. Il arrive à déduire, pour ces plantes, les valeurs des vitesses a et b . Le schéma interprète aisément les effets d'un éclair de nuit dans l'expérience de HARDER et BODE (1943) ou dans celle de CLAES (1946). Il s'adapte fort bien à certains résultats obtenus avec des alternances anormales et permet, par exemple, de prévoir que — pour une plante de jours courts comme *Kalanchoe* — l'allongement du jour peut ne pas nuire à la synthèse du florigène s'il est accompagné d'un allongement parallèle de la nuit.

Pourtant, des difficultés surgissent lorsqu'il s'agit d'expériences comme celles de CARR (1952) ou de BÜNSOW (1953), où des nuits très longues sont interrompues à divers moments. Le schéma n'explique pas notamment l'inhibition forte provoquée par un éclair lumineux donné à des plantes de jours courts à la fin d'une très longue nuit. En face d'un jour de 8 ou 9 h., une nuit de 60 h., même interrompue par un éclair après 40 ou 50 h. n'est-elle pas suffisamment longue pour que (BAB) photostable se soit déjà formé auparavant?

Les expériences sur l'influence d'éclairs au cours de nuits très longues sont abondamment commentées par WAREING (1954). Cet auteur rappelle à leur sujet des observations déjà anciennes de GARNER et ALLARD (1920) (récemment retrouvées pour l'essentiel par CAJLAHJAN et RUPCHEVA, 1948). Il fait remarquer que l'opération consistant à éclairer pendant 30 minutes, 3 h. avant la fin d'une nuit longue, peut être aussi bien décrite comme un obscurcissement de 2 h. 1/2 intervenant 30 minutes après le début du jour; il suffit de considérer que le début du jour correspond au début de l'éclairement de 30 minutes. Or, dans ce dernier

cas, (selon GARNER et ALLARD, CAJLAHJAN et RUPCHEVA) la période d'obscurité donnée dans la journée ne joue aucun rôle : la durée du jour réel va du début de l'éclairement de 30 minutes jusqu'à la fin de la période principale de lumière. Un éclairement de 30 minutes, placé 3 h. avant une photopériode principale de 9 h., porte en fait à 12 h. la durée totale du jour reçu. Dès lors, une plante de jour court — qui exige moins de 12 h. pour fleurir — ne peut arriver à faire ses fleurs, comme on en l'observe précisément.

Cette interprétation n'explique pas que la lumière donnée au milieu d'une longue nuit, n'inhibe pas la floraison d'une plante de jours courts. Dans ce cas, il faut admettre, selon WAREING, que l'éclair — alors trop éloigné de la photopériode principale — n'entre plus en interaction avec elle : le jour reste alors fondamentalement court.

WAREING explique cette particularité sur la base d'une théorie proposée par WAREING et CARR (1951) et destinée à expliquer les rapports existant, chez les plantes à jours courts, entre la durée de la période lumineuse et celle de la période obscure. Cette théorie part d'un schéma proposé antérieurement, notamment par GREGORY.

Une substance (A) s'accumule à la lumière comme résultat de la photosynthèse. Cette substance se transforme durant la nuit en une autre (B), nécessaire à la floraison, mais cette transformation peut être influencée par la présence d'autres produits. En particulier, de jour comme de nuit, apparaît un produit (S). Ce produit est converti rapidement à la lumière en un autre (X), lui-même détruit lentement à l'obscurité. La présence d'une trop grande quantité de (X) au début de la période obscure empêche la transformation de (A) en (B) (la durée du jour ne doit pas excéder une certaine valeur; X ne doit pas être trop abondant au début de la nuit!).

Lorsqu'on éclaire durant 30 minutes quelques heures avant la fin d'une nuit longue, (S) qui s'est accumulé lentement pendant la nuit se transforme rapidement tout entier en (X). (X) n'a pas le temps d'être détruit durant la courte période obscure qui sépare l'éclair de la période principale. (S se forme d'ailleurs à nouveau durant cette période obscure!). La quantité de (X) produit par l'éclair s'ajoute à la quantité formée pendant le jour principal. La transformation de (A) vers (B) à l'obscurité — et dès lors, la floraison — est empêchée si la quantité totale de (X) dépasse la valeur limite.

Un raisonnement analogue peut être tenu pour expliquer les effets de l'éclair au début de la longue nuit. La quantité de (X) obtenue rapidement pendant l'éclair à partir d'une réserve de (S) s'ajoute aux quantités accumulées dans la période principale de lumière.

L'effet légèrement activant de l'éclair donné au milieu de la longue nuit s'explique par la stabilité nocturne relativement faible de (X) : la quantité formée pendant l'éclair disparaît, dans ce cas, avant le début du jour principal. Il n'y a pas d'addition. La quantité totale reste constamment insuffisante pour bloquer la transformation de (A) en (B). La floraison a lieu, d'autant plus que, pendant l'éclair, un peu de (A) supplémentaire s'est formé.

La théorie de WAREING et CARR semble être la plus achevée des théories du premier type; mais elle est subtile et fait appel à de nombreux artifices. Elle s'oppose aux vues beaucoup plus générales de BÜNNING à qui on doit d'avoir développé un édifice théorique d'un autre ordre.

3. La théorie de Bünning.

BÜNNING (1936, 1944) a remporté un succès incontestable dans la proposition d'une hypothèse interprétant d'emblée la plupart des faits alors connus, relatifs à la réaction photopériodique des limbes. Son hypothèse tend à représenter — à partir d'observations sur les mouvements des feuilles — les caractères du fonctionnement des limbes, selon qu'il s'agit d'une plante de jours courts ou de jours longs.

Selon BÜNNING, chez les plantes de jours courts, dès le lever du jour, s'installe une phase physiologique photophile durant laquelle la lumière est favorable à la floraison. La phase photophile est rapidement remplacée, 10 à 15 h. après le lever (durant la nuit) par une autre phase, skotophile, durant laquelle la lumière devient défavorable à la floraison. Les deux phases sont caractérisables par l'allure des mouvements foliaires.

Chez les plantes à jours longs, la phase photophile commence une dizaine d'heures après le lever du jour : durant les 10 premières heures, la lumière n'est pas favorable à la floraison; elle l'est seulement après; le jour doit être long. Ensuite, avec la nuit, vient la phase skotophile.

BÜNNING ne cherche pas à expliquer pourquoi, chez certaines plantes, la phase photophile commence avec le jour, et chez d'autres, seulement plus tard (10 h. après). Il note simplement que ces phases ont des intensités variables. Chez les plantes à jours courts, par exemple, la phase skotophile est maximum au milieu de la nuit, ce qui interprète, selon BÜNNING, l'efficacité inhibitrice très grande des éclairs lumineux donnés à ce moment.

Le déroulement des phases est de nature « endogène » : il se répète, jour après jour, de la même manière pour une espèce donnée. Lorsqu'une plante est transférée d'un régime photopériodique dans un autre, elle maintient dans une certaine mesure son rythme endogène; lorsqu'elle est transférée en nuit continue, le rythme endogène est d'abord maintenu, puis il s'atténue, comme d'ailleurs le mouvement des feuilles.

La théorie de BÜNNING a fait l'objet d'un certain nombre de remarques; l'une vient de LANG et MELCHERS (1943). Ces auteurs observent qu'une plante de jours longs, comme *Hyoscyamus niger*, fleurit parfaitement en éclairage continu bien que, dans ce cas, la phase skotophile se déroule à la lumière.

BÜNNING (1951) répond en admettant une faible sensibilité des plantes à jours longs, pendant la phase skotophile; ces plantes sont d'ailleurs normalement éclairées les 10 premières heures qui suivent le lever du jour, en dehors de la phase photophile; ceci ne leur est pas nuisible.

Une autre remarque vient de LAIBACH (1949) qui part du fait qu'une plante de jours longs, qui fleurit en 16 h., peut aussi fleurir en jours courts de 7 h., à condition de subir 2 heures supplémentaires d'éclairement dans la nuit (expérience de CLAES). L'auteur compare le rendement horaire à l'égard de la floraison, d'un jour long de 16 h., avec le rendement d'un jour court donné en 2 parts. Il établit que le rendement horaire est plus élevé dans le second cas. Dans ces conditions, on est bien obligé de constater que les heures d'éclairement nocturne, bien qu'en dehors de la phase photophile, non seulement ne sont pas

nuisibles, mais restent favorables, puisque le rendement est élevé.

Cette objection amène BÜNNING (1951) à envisager la possibilité, chez certaines plantes à jours longs, de deux phases photophiles successives, l'une au début du jour, l'autre un peu plus tard, à partir de la 10^e-12^e heure. Il cite le cas de *Madia elegans*, étudié par LEWIS et WENT (1945), et montre qu'il s'agit précisément d'une plante à phase photophile double.

Les objections les plus récentes viennent de WAREING.

WAREING (1954) fait remarquer que les expériences sur plantes à jours courts, cultivées en jours courts alternant avec de très longues nuits, sont à première vue en accord avec la théorie de BÜNNING. Prenons le cas d'un jour de 8 h., alternant avec une nuit de 40 h. Durant le jour, se déroule la phase photophile. Cette phase est remplacée, dès le début de la nuit, par une phase skotophile. A ce moment, un éclair lumineux est inhibiteur. Il est d'autant plus inhibiteur qu'on se rapproche de l'intensité skotophile maxima coïncidant à peu près avec le milieu d'une nuit normale (soit 16 h. après le début du jour). Ensuite, l'inhibition devient moins forte. 24 h. après le début du jour, elle cesse : à ce moment, un éclair lumineux tombe dans une nouvelle phase photophile jusqu'à la 32^e h. environ. Ensuite, jusqu'à la 48^e h., une nouvelle phase skotophile s'amorce avec un maximum situé peu avant le jour suivant. La théorie prévoit parfaitement, au cours de la nuit de 40 h., la succession d'une première période, d'inhibition au début; d'une période d'activation, au milieu; puis d'une seconde période d'inhibition à la fin.

Mais, selon WAREING, lorsque la nuit dure plus de 40 h., par exemple 60 h., une nouvelle phase photophile devrait théoriquement prendre place après la 48^e h. Ce n'est pas le cas : les choses se passent en nuit de 60 h., exactement comme en nuit de 40 ou 50 heures.

WAREING soulève une autre difficulté. Dans les expériences sur plantes à jours courts réalisées avec des nuits très longues, un éclair donné 3 h. avant le début de la période lumi-

neuse principale a deux effets différents selon que cette période est de 6 ou de 9 heures. En 6 h., l'éclair est activant; il est inhibant en 9 h.¹ Pourtant, à la fin de la nuit de 42-39 h., on devrait trouver de toute manière une phase skotophile : la durée du jour ne devrait pas intervenir fortement.

BÜNNING (1954) répond en enregistrant les mouvements des feuilles de *Soja* dans les conditions expérimentales de WAREING. Il montre que ces mouvements interprètent les faits, si on admet que le relèvement des limbes correspond à la phase photophile (où la lumière est favorable à la floraison), et l'abaissement à la phase skotophile (où elle devient défavorable).

Rencontrant la première objection de WAREING, BÜNNING constate que, lorsque la nuit est longue, les mouvements foliaires cessent au bout d'un certain temps (*Dunkelstarre*) : la succession des phases est suspendue. Dans le cas d'une nuit de 60 h., par exemple, aucune nouvelle phase photophile ne s'installe à la fin de la nuit, après la 40^e h. C'est pourquoi, comme l'expérience le montre, l'action d'un éclair est à ce moment inhibant, en nuit de 40 h. comme de 60 h.

Envisageant ensuite la seconde objection, BÜNNING montre expérimentalement que, quand le jour est de 6 h., (la nuit étant très longue, par exemple 42 h.) un éclair donné à la fin de la nuit, 3 h. avant le lever du jour, place l'activité photophile maxima dans les 6 h. de la période lumineuse (la phase skotophile commence ensuite, à la tombée du jour). Par contre, quand le jour est de 9 h., la nuit restant longue, le même éclair situé à la fin de la nuit, 3 h. avant le lever—tout en plaçant aussi le maximum photophile dans la période lumineuse—fait commencer la phase skotophile nettement avant la fin du jour. Une certaine inhibition en résulte, qui ne se produit pas en jour de 6 h.

L'intérêt de la contribution de BÜNNING vient surtout des précisions qu'elle apporte sur la nature du rythme « endogène ». Il

1. On sait que WAREING interprète cet effet par la théorie de WAREING et CARR (voir p. 27 et suivante).

s'agit d'un rythme tel qu'un premier état physiologique défini est automatiquement remplacé par un état différent, après des temps spécifiquement fixés.

Selon BÜNNING, rien ne permet de prédire comment le rythme se maintient quand l'alternance des jours et des nuits cesse (par exemple en nuit continue), ni avec quelle facilité il est susceptible d'être modifié par des causes extérieures.

En formulant ces précisions, BÜNNING s'éloigne quelque peu de la théorie initiale qui implique l'indépendance absolue du rythme endogène à l'égard de la durée relative des jours et des nuits. Il écrit : « Certains penseront peut-être que la théorie de l'interdépendance de la photopériode et du rythme endogène est d'une valeur douteuse, puisque, d'une part, le déroulement du rythme ne peut être prédit en dehors de l'expérimentation, et puisque, d'autre part, le jour et la nuit ont non seulement une action différente sur les deux phases du rythme endogène, *mais encore modifient ces phases de manières diverses.* »

Si on se place dans le cadre de la théorie de BÜNNING, on est obligé d'accepter l'adaptation du rythme endogène à toute une série d'alternances de jours et de nuits. SCHMITZ (1951) cite plusieurs systèmes photopériodiques qui permettent la floraison, et dont l'action ne peut s'interpréter que par un processus « d'adaptation » du rythme endogène. Ces systèmes photopériodiques, où « l'adaptation » est absolument requise, s'opposent à d'autres, où elle est absolument impossible à concevoir, puisque, selon BÜNNING, une plante à jours courts, par exemple, ne fleurit pas en jours longs, prouvant ainsi qu'elle ne s'adapte pas.

Pourquoi « l'adaptation » se produit-elle dans certains cas et pas dans d'autres ?

L'hypothèse de BÜNNING perd pied devant cette question nécessaire.

* * *

Les conclusions principales auxquelles on est conduit sont les suivantes :

A. Une série de faits se détachent, précisant les modalités de l'intervention des jours et

des nuits dans la synthèse de produits favorables à la floraison.

1. Dans le cadre des régimes photopériodiques normaux, comportant l'alternance en 24 h. d'une seule période diurne et d'une seule période nocturne, le fonctionnement des limbes chez une plante à jours courts est favorable à la floraison lorsque le jour n'est pas trop long (il faut une nuit d'une certaine durée ; le jour peut être très court). Au contraire, le fonctionnement des limbes d'une plante à jours longs demande des jours dépassant une certaine valeur ; pour ce fonctionnement, il n'y a pas de jours trop longs.

2. Toute une série de régimes photopériodiques anormaux, dont les alternances diurnes-nocturnes s'étalent sur plus de 24 h. (ou sur moins) et qui n'ont pas d'équivalents dans la nature, permettent cependant un fonctionnement des limbes favorables à la floraison. Pour une plante à jours courts, comme *Kalanchoe*, les régimes favorables paraissent correspondre à des nuits de plus de 10 à 12 h., *même si le jour est très court*, et à des jours de moins de 18 - 19 h., *même si la nuit est très longue*.

3. Durant la nuit, un éclair même très bref a une grande importance pour la réaction photopériodique des limbes. Lorsque le jour est court, en alternances de 24 h., l'action d'un éclair la nuit est inhibitrice pour les plantes à jours courts et favorable pour les plantes à jours longs. L'effet est maximum au milieu de la nuit. En alternances dépassant 24 h. — en particulier en alternances constituées d'un jour court (6 à 9 h.) et d'une nuit très longue (40 à 60 h.) — la période d'éclairement nocturne présente des effets maxima (inhibiteurs ou favorables) soit près du début, soit près de la fin de la nuit. Au milieu de la nuit, l'effet est moins marqué.

4. Durant la journée, une période d'obscurité n'a pas d'effets très nets, à condition de ne pas être trop longue.

B. Plusieurs théories tendent à interpréter ces faits en décrivant le fonctionnement des feuilles dans telle ou telle condition.

Il y en a de deux types :

a) D'une part, celles qui imaginent des synthèses diverses, différentes de jour et de nuit, et aboutissant à des substances définies.

b) D'autre part, celles qui supposent la nécessité, pour un fonctionnement favorable, d'une coïncidence entre les phases d'un rythme interne, endogène, héréditairement fixé, et l'alternance des jours et des nuits.

Les schémas du premier type sont devenus progressivement plus complexes. On doit actuellement recourir, comme le font WAREING et CARR, à l'hypothèse de plusieurs synthèses parallèles, plus ou moins rapides, à des accumulations et à des inactivations qui interfèrent les unes avec les autres.

Les théories du deuxième type, en s'adaptant aux faits, ont dévié de leur allure primitive : elles en arrivent à présenter une valeur interprétative amoindrie.

D. Les faits relatifs au contenu des feuilles en rapport avec la photopériode.

Le fonctionnement des feuilles des plantes supérieures — en particulier de leur limbe — a fait l'objet de nombreux travaux. On a reconnu depuis longtemps ce qu'il est convenu d'appeler « les grandes fonctions », par exemple la photosynthèse, la respiration, la transpiration, les processus de translocation...

Ces derniers temps, quelques unes de ces fonctions ont été étudiées en rapport avec les conditions photopériodiques. Les recherches ont surtout porté sur les phénomènes les plus accessibles : l'accumulation des sucres et les échanges gazeux, auxquels s'ajoutent quelques données sur le contenu en azote, en auxine, en pigments, ainsi que sur l'activité fermentaire. Le but poursuivi consiste à rechercher une relation entre tel ou tel aspect précis du métabolisme, le régime photopériodique et le déclenchement de la floraison.

1. Le contenu en glucides et les mesures relatives à l'azote.

Initialement, les recherches ont été fortement influencées par les vues de KLEBS (1918). Les auteurs se sont proposés de vérifier si — comme le veut la théorie de KLEBS — le contenu des limbes en sucre et le rapport $\frac{C}{N}$

se modifient avec la mise à fleurs. MURNEEK (1937), travaille sur *Soja hispida* var. *biloxi*, une plante de jours courts. Il la cultive d'une part, en jours longs de 14 h., et d'autre part, en jours courts de 7 h. Les analyses portent sur les feuilles et les tiges de plantes de plus en plus âgées.

Le contenu en azote et le contenu en sucre sont trouvés plus élevés en jours courts qu'en jours longs à partir du 12^e -20^e jour de culture.

Le rapport $\frac{C}{N}$ (C représentant les glucides totaux : sucres totaux + amidon + hémicellulose) est plus faible en jours courts dans les 12 premiers jours, puis il se modifie, atteignant d'abord la même valeur qu'en jours longs, pour devenir finalement plus élevé au moment où la plante commence à fleurir. Les changements paraissent refléter une accumulation des sucres totaux dans la tige et dans les limbes, se produisant en jours courts après le passage à l'état sexué.

Malheureusement, selon MURNEEK, l'élévation du rapport $\frac{C}{N}$ à la floraison est une conséquence de la mise à fleurs plutôt que sa cause.

BÜNNING (1951) envisage d'autres aspects du métabolisme des sucres en rapport avec le régime photopériodique. Il étudie les fluctua-

tions journalières de teneur en cellulose. Une plante de jours courts, cultivée en jours courts, commence à accumuler la cellulose dès le lever du jour, tandis qu'une plante de jours longs, cultivée en jours longs, manifeste seulement une faible accumulation au lever; celle-ci a lieu plus tard dans la journée. BÜNNING y trouve la confirmation de sa théorie, selon laquelle les plantes à jours courts se distinguent de celles à jours longs par la position, dans la journée, d'une période de synthèses diverses. Il identifie ainsi implicitement le métabolisme de la cellulose à celui d'une série d'autres substances. Evidemment, aucune raison n'incite à considérer les changements de teneur en cellulose comme particulièrement liés au processus de la floraison.

D'ailleurs, dans certaines expériences, les sucres paraissent s'accumuler (ou disparaître) sans aucun rapport avec la durée relative des jours et des nuits. CLAES et MELCHERS (1949) ont cru pouvoir supposer que la durée de la nuit agissait sur la dégradation de l'amidon d'une manière différente chez les plantes à jours courts que chez les plantes à jours longs. Les auteurs ont étudié deux races de *Xanthium* l'une de jours courts, l'autre indifférente; ils les ont placées en jours longs et en jours courts, de même qu'en jours courts à nuit interrompue. Leurs mesures ne révèlent aucune différence : il y a toujours élimination lente et continue d'amidon pendant la nuit, la teneur en sucre soluble restant invariable — ce qui est d'ailleurs conforme aux données de la littérature ancienne.

2. Les échanges gazeux.

Les études sur le contenu en carbohydrates sont apparentées à celles relatives aux échanges gazeux.

SCHMITZ (1951) a étudié la respiration de *Kalanchoe* soumis à différentes alternances de durées de jour et de nuit. La méthode de l'auteur consiste à cultiver dans les conditions photopériodiques voulues, puis à soumettre les plantes à une nuit continue au cours de laquelle l'émission de CO_2 est mesurée. Dans

les alternances comprenant une succession d'un jour et d'une nuit en 24 h., les résultats sont différents selon qu'on applique aux *Kalanchoe* des jours longs ou courts. Lorsque le jour est court (12 h. ou moins de 12 h.), l'émission de CO_2 est faible pendant les premières heures de la nuit jusqu'à la 12^e heure environ. A partir de la 12^e heure, l'émission augmente; on observe ensuite une chute lente au delà de la 24^e heure. Lorsque le jour est long (15 h. ou plus), l'émission de CO_2 augmente dès après la tombée de la nuit. Plus le jour est long, plus l'émission est hâtive; en jours de 20 h. ou plus, elle se produit immédiatement dès la nuit; son intensité atteint un maximum après 15 à 18 h., puis elle diminue lentement.

Le comportement de *Kalanchoe blossfeldiana* en jours courts, caractérisé par une faible émission de CO_2 durant la nuit, est en accord avec les faits connus sur les échanges gazeux chez les Crassulacées en général. Ce qui est extraordinaire, c'est l'existence d'une relation entre le régime photopériodique et la marche de la respiration à l'obscurité. *Kalanchoe* paraît d'ailleurs être particulièrement sensible au régime auquel on le soumet. Les données de SCHMITZ, par exemple, indiquent que le prolongement du séjour à l'obscurité au delà de 24 h. supprime la fluctuation normale de l'émission de CO_2 .

Profitant de cette sensibilité, GREGORY, SPEAR et THIMAN (1954) ont réalisé des essais très démonstratifs. Ils mesurent les échanges de CO_2 entre l'air et la plante au cours de la journée et de la nuit. L'air passe constamment; il contient, à l'entrée, une quantité connue de CO_2 . A la sortie, les changements de teneurs sont mesurés à l'infra-rouge.

Lorsque *Kalanchoe* est cultivé en jours courts depuis un certain temps, il absorbe chaque jour du CO_2 dès le lever du jour. Un maximum est atteint après 30 minutes; il correspond à une photosynthèse intense. Mais l'absorption ne dure pas : dès la fin de la première heure de lumière, elle est remplacée par une émission dont le maximum se situe 3 à 4 h. après le début du jour. A la fin du jour, l'émission fait place à une nouvelle

absorption. Durant la nuit, l'absorption persiste. Les échanges alternent ainsi constamment : il y a dominance de l'émission entre la première et la quatrième heure du jour et dominance de l'absorption durant la nuit. En jours longs, les échanges gazeux sont entièrement différents. L'absorption de CO_2 commence au lever du jour, comme en jours courts; mais elle se maintient aussi longtemps que la lumière est donnée. A la nuit, l'absorption devient très faible.

Si un *Kalanchoe*, cultivé en jours longs, est transféré en jours courts, le type des échanges gazeux change. Au bout de 33 à 35 jours, on est passé des échanges de jours longs à ceux de jours courts. En outre, un éclair lumineux donné au milieu de la nuit peut empêcher entièrement l'installation des échanges caractéristiques de jours courts. Les échanges restent alors ceux de jours longs, avec une nette absorption de CO_2 le jour, suivie d'une absorption très faible la nuit.

Le parallélisme entre le type d'échange de CO_2 et la réaction photopériodique des limbes à l'égard de la mise à fleurs est évident. Pour autant qu'on puisse en juger, il y a un type d'échanges propre aux conditions photopériodiques favorables à la floraison, et un autre type, propre aux conditions défavorables.

La netteté du phénomène justifie les essais de SEN et LEOPOLD (1954) qui ont étudié, en utilisant des éléments marqués, la destinée du CO_2 absorbé par les plantes à jours courts. Il semble que la nature des composés dans lesquels le carbone marqué est introduit, change avec le traitement photopériodique. Certains composés ont été suivis jusque dans les bourgeons floraux de *Xanthium*.

SCHMITZ (1951) pense que, chez *Kalanchoe*, les rythmes journaliers d'émission de CO_2 sont liés à des changements dans l'acidité des tissus. Plusieurs travaux effectués sur des Crassulacées montrent en effet que la valeur de l'acidité est très variable (WOLF, 1931; W. BONNER et J. BONNER, 1948; SOMERS, 1951; MOYSE, 1955; etc...). BECKER (1953) a suivi cette valeur de 3 en 3 heures en soumet-

tant des plantes à divers régimes photopériodiques alternant sur 24 h. Les mesures ont été réalisées dans les feuilles et aussi dans les sépales. Elles montrent qu'en jours courts comme en jours longs, l'acidité diminue au lever du jour. La diminution dure seulement plus longtemps et est en plus marquée en jours longs. En jours courts, un minimum est atteint 6 h. après le lever, en jours longs, 9 à 12 h. après. On constate ensuite, en jours longs, une reprise rapide de l'acidité s'effectuant dès la fin du jour, et en jours courts, une reprise plus lente située au début de la longue nuit.

3. Les auxines, l'activité fermentaire et les pigments.

Quoiqu'extrêmement intéressantes, les données sur les échanges gazeux et sur les variations de l'acidité au cours de la journée ne paraissent malheureusement pas interpréter plus clairement que les mesures sur les sucres ou l'azote, la synthèse en photopériode convenable de produits spéciaux favorables à la floraison dont l'existence est cependant indiquée par une série d'expériences physiologiques.

Dans ces conditions, quelques auteurs ont essayé récemment de s'en référer à des substances dont l'activité hormonale est déjà connue.

BECKER (1953) décrit chez *Kalanchoe blossfeldiana* des variations journalières dans le contenu en auxine des sépales et des feuilles. Dans diverses photopériodes, l'auteur observe que le contenu augmente dans les 6 h. qui suivent le lever du jour; puis le contenu diminue. En jours longs, la diminution du contenu se produit dans la journée (de 16 à 18 h.), tandis qu'en jours courts, elle a lieu partiellement durant la nuit.

GALSTON (1954) part de l'existence de processus permanents et contradictoires de synthèses et de destruction de l'acide indolacétique — en particulier de sa destruction par une oxydase (IAA oxydase) — pour proposer une interprétation des variations journalières du contenu en hormone. Il pense que la quantité d'auxine présente dans la plante est

contrôlée par l'enzyme, et que la concentration en auxine joue un rôle dans le déclenchement de la floraison.

La théorie de GALSTON admet des changements journaliers dans l'activité de l'oxydase de l'auxine (IAA). De fait, beaucoup de systèmes enzymatiques des feuilles présentent de tels changements. Ces systèmes ont été étudiés par certains auteurs en rapport avec la photopériode et la mise à fleurs.

SISSAKIAN et KOBIAKOVA (1940) mesurent les variations journalières du rapport entre la synthèse et l'hydrolyse du saccharose dans les feuilles de tabac. Deux variétés, Maryland et Lubeck, se comportent à cet égard à peu près de la même manière. Le rapport est bas entre 6 et 12 h. du matin, puis il y a élévation jusque vers 18 h., suivie d'un abaissement jusqu'à 24 h. Des rythmes analogues sont décrits à propos de l'oxydation et de la réduction de l'acide ascorbique dans les feuilles.

En 1937, HIBBARD publie un travail sur des relations entre le photopériodisme et l'activité enzymatique chez *Soja hispida* var. *biloxi*; le rythme fermentaire change en quelques jours quand on modifie le régime de photopériode.

Des faits analogues sont observés par ROUBINE (1941) et ses collaborateurs pour l'activité de l'invertase chez *Saccharum officinarum*. L'activité synthétique de l'enzyme est complètement modifiée après 5 jours de passage dans un régime photopériodique nouveau. L'activité hydrolytique par contre est plus stable.

Travaillant sur *Phaseolus multiflorus*, EHRENBURG (1950) retrouve une série de faits décrits par SISSAKIAN (différences d'activité enzymatique d'une feuille à l'autre, influence de la position de la zone étudiée dans le limbe, etc...). Cependant, les essais sur quelques régimes photopériodiques différents n'indiquent pas de changements notables dans le déroulement des rythmes fermentaires (phosphatase et amylase). Dans tous les cas, 9 h. environ après le début du jour, l'activité de l'enzyme est maxima; ensuite elle diminue; un minima est situé 21 h. environ après le lever. Selon EHRENBURG, la constance du rythme indique sa nature endogène.

L'existence de rythmes journaliers dans l'activité de divers enzymes (leur persistance - EHRENBURG, 1950; ou leur modification - HIBBARD, 1937; ROUBINE et collaborateurs, 1941 - lorsque la photopériode change) permet d'interpréter les rapports entre le déclenchement de la floraison et le régime photopériodique par une hypothèse du type de celle de BÜNNING. On peut, en effet, supposer qu'un régime photopériodique quelconque est favorable à la floraison lorsqu'il correspond à un certain déroulement des rythmes fermentaires.

Cependant jusqu'ici, les mesures d'activité enzymatique ne permettent guère de progresser vers la connaissance de produits florigènes. Cet échec peut évidemment justifier le scepticisme à l'égard de tels produits, bien qu'il soit extrêmement difficile de négliger en bloc les données physiologiques qui prouvent l'intervention nécessaire d'une hormone.

Dans ces conditions, il importe d'attirer l'attention sur des travaux qui se rapprochent de certains faits expérimentaux, notamment sur ceux qui concernent les pigments des feuilles. L'étude des pigments repose sur une certaine base physiologique puisque les données rapportées à partir de 1945 par BORTHWICK, PARKER, HENDRICKS et leurs collaborateurs, indiquent sans aucun doute l'intervention de substances à noyau tétrapyrrolique dans la réaction photopériodique des limbes.

MURNEEK signale dès 1937 que, chez *Soja hispida* var. *biloxi*, quand la plante devient sexuée en jours courts, il y a des changements dans le contenu en carotène et en xanthophylle.

BODE (1942) fournit les premiers chiffres précis sur *Kalanchoe*. En jours courts, lorsque la plante s'apprête à fleurir (puis lorsqu'elle est en fleurs), elle est plus riche en chlorophylle et en d'autres pigments des chloroplastes (tableau I).

Il paraît à première vue paradoxal qu'en jours courts, de 8 h., on puisse trouver des teneurs pigmentaires *plus élevées* qu'en jours longs, de 16 h., puisqu'il est classiquement admis que la synthèse des pigments a besoin de lumière. Pourtant, l'effet décrit par BODE

TABLEAU I

Les valeurs de BODE relatives aux pigments des feuilles de *Kalanchoe blossfeldiana*.

(Les chiffres donnent la quantité de pigments en mg par 0,15 g de poids sec.)

	Chlorophylle			Carotène	Lutéine
	a	b	a + b		
Exemplaires en jours longs . . .	0,348	0,121	0,469	0,0288	0,110
Exemplaires en jours courts . . .	0,405	0,143	0,548	0,0309	0,158
Rapport : $\frac{\text{jours courts}}{\text{jours longs}}$	116	118	117	107	115

se voit parfaitement à l'oeil nu. Les plantes végétatives en 16 h. restent moins vertes que les sexuées en 8 h.

Un travail de TARANEZ publié en 1950 et relatif à une plante de jours courts (*Perilla*) et à une plante de jours longs (épinard) concorde avec les données de BODE. Le facteur de transmission des extraits alcooliques dans la zone d'absorption maxima de la chlorophylle est le plus élevé pour *Perilla* en jours courts et pour l'épinard en jours longs.

Enfin, chez le fraisier des quatre-saisons, la floraison se produit en jours longs dans des conditions qui correspondent à des teneurs élevées en pigments; en jours courts, défavorables à la floraison, le teneur est plus basse (SIRONVAL, 1953).

* * *

L'examen de l'ensemble des données révèle la situation générale suivante :

1. Il est acquis que, pour arriver à fleurir, le fonctionnement de certaines plantes exige une durée de jour adéquate à une certaine phase physiologique du développement: la photophase.

2. Durant la photophase, les limbes synthétisent, en durée de jour convenable, un stimulus favorable à l'avancement du développement jusqu'à la floraison finale.

3. La nature de ce stimulus est ignorée. Tous les efforts pour le découvrir ont échoué. D'une part, les recherches sur la réaction photopériodique des limbes aboutissent à des théories diverses et contradictoires; d'autre part, les mesures sur le contenu ou sur le fonctionnement des limbes n'orientent pas vers tel ou tel produit précis.

Dans ces conditions, une série de laboratoires poussent actuellement l'étude des échanges de substances dans les limbes, ainsi qu'entre les limbes et les méristèmes, en rapport avec la durée de jour appliquée. Le pré-

sent travail s'inscrit dans cette ligne de recherche.

Nous avons l'ambition de respecter deux conditions qui, à notre avis, peuvent affecter le succès d'entreprises de ce genre.

D'une part, l'objet chimique des études nous paraît devoir être déterminé par une raison physiologique particulière orientant le choix.

D'autre part, les mesures du contenu chimique doivent être faites sur la base d'une connaissance suffisante de la marche de la croissance, et surtout du développement du végétal.

Beaucoup de résultats, même partiels, d'auteurs divers, indiquent à quel point l'étude du contenu doit se faire en rapport avec l'état de croissance et de développement. Le travail de MURNEEK (1937), par exemple, — bien que fort éloigné par son objet du caractère chimique probable de la réaction photopériodique — prouve que le rapport $\frac{C}{N}$ se modifie constamment : d'abord plus faible en jours courts, le rapport devient progressivement plus élevé au moment de la mise à fleurs. *Les valeurs changent avec le développement.* Elles n'ont un sens que si on précise les conditions d'âge physiologique qui leur correspondent.

Les recherches de SISSAKIAN et PHILIPPOVITCH (1953) sur l'activité enzymatique au cours de la vernalisation conduisent à une conclusion du même genre. Les caractéristiques des activités enzymatiques étudiées apparaissent dans leurs changements en rapport avec l'accomplissement d'une phase physiologique déterminée (la vernalisation).

Il en va de même des données de BOUILLENNE sur les teneurs en sucres totaux d'individus mâles et femelles de *Mercurialis annua* et *perennis* mesurées de la reprise de la végétation au printemps jusqu'à la floraison et la fructification (voir par exemple R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE et L. GHENNE, 1933). On ne peut chiffrer ces teneurs qu'en rapport avec telle ou telle étape du développement, dans tel ou tel organe.

Les travaux de BOUILLENNE, KRONACKER et DE ROUBAIX (1940) sur la betterave sucrière montrent mieux encore combien les caractéristiques biochimiques changent au cours du développement. Les auteurs les décrivent avec soin, distinguant diverses étapes, au cours

desquelles elles se présentent d'une manière chaque fois différente.

Le même enseignement ressort encore des mesures toutes récentes de DE ROUBAIX et LAZAR (1954) sur le métabolisme respiratoire de la betterave sucrière de la graine à la graine.

Ces indications, extrêmement précieuses, nous paraissent essentielles. Elles montrent que les aspects du chimisme du végétal doivent être étudiés en partant de la connaissance préalable du développement.

Nous nous en sommes inspiré. Nous envisageons les caractéristiques chimiques, non d'une manière absolue, mais en rapport avec les phases physiologiques dont le déroulement et la succession aboutissent finalement à la floraison. Nous nous attachons à repérer si la caractéristique que nous avons choisi d'étudier présente des aspects spéciaux propres à la photophase, si ces aspects se modifient au cours de l'avancement du développement, et comment ils se modifient.

Le choix de l'objet chimique de notre étude est déterminé par des observations datant de 1948-1950, relatives à certains changements de couleur se produisant dans les limbes en rapport avec le déroulement du développement.

L'une de ces observations concerne le fait qu'une plante de jours longs typique, le fraisier des quatre-saisons, cultivée en jours de 8 h. (où elle ne fleurit pas), est dans ces conditions d'un vert nettement plus pâle qu'en jours de 16 h., où le développement est normal jusqu'à la mise à fleurs.

Cette circonstance nous a frappé.

Elle paraît concorder avec les données de BODE (1942), réalisées pourtant, non sur une plante de jours longs, mais sur une plante de jours courts typique, *Kalanchoe blossfeldiana*.

Une série d'expériences, effectuées récemment à Liège sur toute une gamme de végétaux, tant de jours courts que de jours longs, ont confirmé, dans chaque cas, une dépendance nette de l'accumulation des pigments verts vis à vis de la photopériode. Certains de

ces résultats obtenus sur *Cannabis sativa* ont été publiés par CHEUVART (1954).

Il y a là une circonstance très simple qu'on retrouve constamment. Elle est d'autant plus troublante que les remarquables recherches de BORTHWICK, PARKER et HENDRICKS démontrent sans équivoque qu'un pigment — qui fut d'abord reconnu comme voisin de la chlorophylle, voire la chlorophylle elle-même, et dont on peut considérer actuellement, d'après les auteurs, qu'il s'agit, soit d'une molécule à chaîne tétrapyrrolique ouverte du type de la phycocyanine, soit d'une porphyrine — intervient dans la perception du régime photopériodique, contrôlant ainsi le déroulement de la photophase et le déclenchement de la floraison.

La coïncidence est-elle l'effet du hasard ? ou une étude approfondie révélerait-elle une relation précise, intéressante, entre les pigments, le régime photopériodique et la floraison ?

* * *

Nous disposons d'un matériel végétal qui nous est familier depuis longtemps : le fraisier des quatre-saisons à fruits rouges et à stolons. Ce fraisier de jours longs est un « cobaye » facile à cultiver et parfaitement docile. On peut y démontrer aisément la synthèse, en jours longs, d'un produit ou d'un complexe favorable au développement et à la floraison, venant des feuilles et agissant dans les méristèmes (voir. p. 21, fig. 4). Nous possédons au sujet des modalités du développement de ce fraisier un certain nombre de

renseignements morphologiques et physiologiques (SIRONVAL, diverses publications).

Il est d'abord nécessaire d'approfondir ces renseignements — surtout dans le domaine des phases physiologiques principales — en particulier de localiser avec exactitude la photophase éventuelle dans l'écheveau des phénomènes du développement.

Il convient ensuite, sur la base des données ainsi acquises, d'effectuer une enquête aussi complète que possible, sur le contenu des feuilles en pigments chlorophylliens aux diverses phases physiologiques et dans diverses conditions de milieu.

Enfin, il s'agit de repérer l'une ou l'autre relation entre le déclenchement de la floraison et le métabolisme pigmentaire, afin de voir dans quelle mesure les caractères de ce métabolisme orientent vers l'identification d'un produit dont on pourrait éprouver l'activité hormonale.

En d'autres termes, les trois questions que nous allons traiter sont :

1. Fixer le moment du développement où la durée du jour (éventuellement en liaison avec d'autres facteurs écologiques) est décisive pour le déclenchement de la floraison.

2. Étudier s'il existe à ce moment des transformations dans le métabolisme des pigments chlorophylliens déterminées par la durée des jours, en rapport avec l'avancement du développement.

3. Rechercher si certains produits, qui pourraient résulter de ces transformations, n'ont pas une activité physiologique permettant de leur attribuer le rôle de l'hormone florigène postulée par les auteurs.

Matériel et méthodes

Le fraisier des quatre-saisons (*Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* DUCH.) que nous utilisons dans nos recherches est une variété du commerce à fruits rouges et à stolons. Elle a été sélectionnée par la Maison GONTHIER, de Huy, qui nous a procuré des fruits en 1947. Nous la cultivons depuis lors. Elle nous a servi à un mémoire antérieur (SIRONVAL, 1951) ainsi qu'à divers autres travaux. Sa stabilité est remarquable. Elle se présente d'une manière très homogène, les individus se comportant tous à peu près identiquement, tant dans les conditions normales de culture que dans les conditions expérimentales. Il importe de souligner l'importance de cette homogénéité qui n'est pas toujours réalisée dans les variétés nouvelles actuellement sur le marché, dont beaucoup sont des hybrides.

Pour nos expériences, nous prenons soin de récolter nos graines chaque année dans les conditions normales de plein air et nous veillons à empêcher toute hybridation. Depuis 9 ans, la récolte se fait régulièrement en juillet-août; cette date doit être bien respectée, les propriétés des graines pouvant varier avec la durée des jours que les fraisiers subissent (SIRONVAL, 1952).

Nous avons exposé antérieurement nos méthodes de culture (voir SIRONVAL, 1951). Elles n'ont pas varié : lorsque la plante est jeune, elle vit en pépinière dans un terrain approprié; puis elle est repiquée en pleine terre, selon les techniques éprouvées dans la pratique. Nous prenons constamment les précautions auxquelles s'astreignent les jardiniers. Nous obtenons ainsi des plantes vigoureuses, parfaitement nourries.

Cependant, en dehors de la culture normale, nous instituons pour les besoins de l'expérimentation, des conditions qui s'en éloignent par l'un ou par l'autre aspect. Nous le signalons alors dans le texte.

Dans quelques expériences, nous raccourcissons la durée de l'éclairement journalier en recouvrant les fraisiers durant une partie de la journée. Toutes les autres conditions du milieu restent celles de la normale, en plein air.

Dans d'autres expériences, nous soumettons les plantes à des régimes artificiels de température ambiante. Nos plantes sont alors placées dans la serre du phytotron de l'Institut Botanique, où la température et l'humidité de l'air sont strictement contrôlées; on trouvera la description de cet appareil dans R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND (1951). Dans le phytotron, les fraisiers sont cultivés en pots et ils sont comparés à des témoins en température variable, de plein air, également en pots. Les pots sont de terre cuite, de fabrication ordinaire. Leurs dimensions varient de rempotage et rempotage; on repote chaque fois que la disposition des racines le rend nécessaire, selon la méthode des jardiniers. Le contenu des pots est un mélange de terre de jardin et de fumier consommé dans la proportion de 2 à 1.

Notre analyse des phases physiologiques du développement repose sur l'utilisation de divers critères morphologiques établis dans notre mémoire de 1951. Nous les rappelons brièvement au début de la première partie (p. 43).

Nous utilisons notamment d'une manière courante le critère de la forme des feuilles

représentée par le nombre de dents qui découpent les bords de chaque limbe (formule dentaire). Ce nombre est établi pour une feuille d'un rang donné, selon la technique mise au point en 1951, en effectuant la moyenne de la formule trouvée sur une série de limbes de ce rang (une vingtaine).

Il ne fait aucun doute que, chez le fraisier, l'évolution de la forme des feuilles exprime fidèlement l'état d'avancement du développement. Nous avons prouvé qu'elle reflète avec une grande exactitude, les changements inti-

mes se produisant dans le fonctionnement du méristème depuis la graine jusqu'à la fleur (SIRONVAL, 1951)¹.

Nous décrivons dans le cours du texte plusieurs techniques spéciales destinées à l'un ou l'autre objet particulier; elles sont en partie originales. Il serait prématuré de les exposer ici.

On trouvera en tête de la deuxième partie (p. 89) les méthodes de dosage des pigments chlorophylliens, ainsi qu'un mode de prélèvement des tissus foliaires qui a été imaginé.

Dans la troisième partie (p. 163), nous indiquons comment s'est élaborée et en quoi consiste la technique du « plant-test », à l'aide de laquelle nous avons réussi à mesurer l'activité florigène de quelques extraits.

1. Ce point de vue est celui de KRENKE (1933-1940-1950); beaucoup d'auteurs récents ont apporté des faits qui l'appuient comme par exemple ASHBY (1948); voir aussi WARDLAW (1952, p. 421 et suivantes).

PREMIÈRE PARTIE

*Les phases physiologiques du développement
chez le fraisier des quatre-saisons*

La détermination des phases physiologiques au cours du développement est conditionnée par l'établissement de repères morphologiques préalables. C'est ce qu'ont fait, par exemple pour la betterave sucrière, BOUILLENNE, KRONACKER et DE ROUBAIX (1940). Chez le fraisier des quatre-saisons, il est commode de se servir de la forme des feuilles successives. Les premières feuilles de la plante sont d'abord simples; les suivantes deviennent bipuis trifoliées; de feuille en feuille, le bord des limbes se découpe progressivement en un

nombre de plus en plus élevé de dents. Parallèlement, quelques autres transformations morphologiques se produisent :

1. Lorsque les feuilles en croissance présentent une trentaine de dents, on constate l'apparition des premiers stolons (c'est généralement un processus qui se passe aux environs de la 10^e-14^e feuille).

2. Plus tard, lorsque les nouvelles feuilles ont au-delà de 50 dents, certains bourgeons axillaires cessent de pousser en stolons pour



Fig. 6. — A droite, une plante végétative; à gauche, une plante sexuée, en fleurs. La différence est évidente : d'un côté, une tige unique; de l'autre, une série de tiges de divers ordres, ramifications les unes des autres.

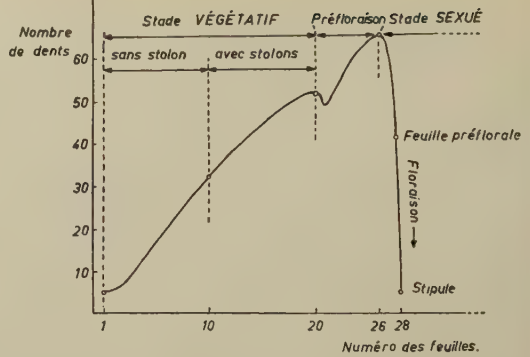
donner des ramifications secondaires à tiges courtes; ensuite, la forme des feuilles régresse souvent quelque peu de feuille en feuille pour s'élever enfin à nouveau jusqu'à 60-65 dents; l'extrémité des dents des limbes rougit fortement.

3. Ces changements précèdent la floraison qui a lieu lorsque la forme des feuilles se stabilise autour de 60 dents et qu'on approche de la 23^e-26^e feuille selon les individus. Une fois sexuée, la plante revêt une forme nouvelle (fig. 6); elle ne cesse plus jamais de fleurir de saisons en saisons.

Cette évolution conduit à considérer plusieurs étapes morphologiques (voir SIRONVAL, 1951). Nous retiendrons ici les quatre principales (diagr. 1) :

- du semis à la 10^e feuille (30 dents), c'est la plante végétative encore dépourvue de stolons;
- de la 10^e à la 18^e-20^e feuille (45-50 dents), c'est le stade de vie végétative de la plante pourvue de stolons;
- de la 18^e-20^e à la 23^e-26^e feuille (65 dents), c'est la préparation à la floraison, ou pré-floraison;
- enfin, au-delà, une fois la première floraison déclanchée : le stade sexué de la plante.

Les propriétés physiologiques à ces divers stades sont jusqu'ici mal connues. Nous disposons seulement de quelques données.



Diagr. 1. — L'évolution de la forme des feuilles successives (nombre de dents) et la disposition des étapes morphologiques principales au cours du développement du fraisier des quatre-saisons.

Les chapitres I et II complètent ces données et conduisent à délimiter clairement quelques grandes phases physiologiques, distinctes par leurs réactions et leurs besoins à l'égard de la durée des jours. Dans les chapitres suivants, nous précisons les propriétés de la plante à chaque phase, d'une part, en utilisant des températures ambiantes anormales (Ch. III), et d'autre part, en modifiant simultanément la température et la durée des jours (Ch. IV).

CHAPITRE PREMIER

Expériences sur la localisation d'une photophase physiologique

Nous posons la question : le fraisier des quatre-saisons est-il également sensible à la durée des jours à toutes les étapes de son développement ?

Nous utilisons deux méthodes distinctes.

1. Première méthode :

Culture à partir du semis dans des jours de diverses durées.

Nous cultivons à partir du semis – ou peu après le semis – dans toute une série de durées de jour, des plus courtes aux plus longues. La culture se fait à l'air libre et le semis a lieu en mai. Nous suivons le développement pas à pas, essayant de déterminer, s'il existe l'une ou l'autre étape à partir de laquelle la plante est particulièrement sensible à la longueur des jours.

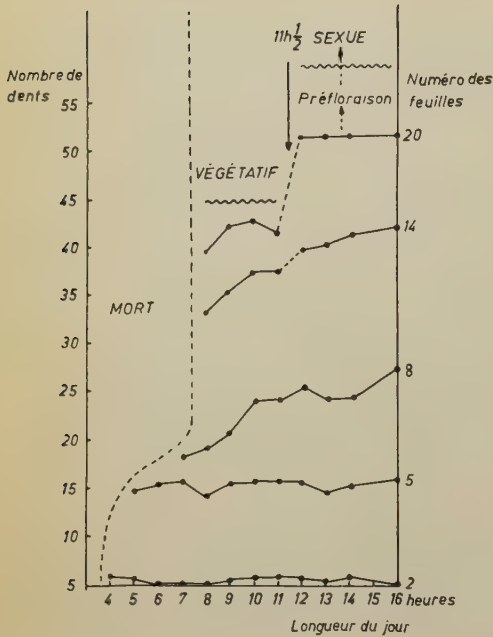
La mesure de l'avancement du développement dans chaque durée de jour est donnée par la succession des changements morphologiques qui se déroulent jusqu'à la floraison, et notamment par la forme des feuilles. On dispose de 12 séries destinées à recevoir, à la quatrième feuille, les durées de jours suivantes : 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14 et 16 heures de jour, par un système de recouvrement approprié (voir SIRONVAL, 1951). L'aspect des séries est identique au moment où commence

l'application : le nombre de dents moyen de la deuxième feuille est partout compris entre 5 et 6 dents ; celui de la troisième feuille est de 7 et 8 dents partout.

Au début, les séries ne se distinguent pas les unes des autres. A la 5^e feuille, les moyennes sont uniformément comprises entre 14 et 16 dents. Les séries en 4, 5 et 6 heures de jour sont mal en point : les plantes meurent, elles doivent être éliminées.

Mais progressivement, des différences se manifestent. Elles sont bien visibles dès la 8^e feuille : en bref, on constate, des jours courts aux jours longs, une augmentation du nombre de dents des feuilles, allant de 18 dents, en 8 h, à 26 dents en 16 h (diagr. 2). La courbe présente une discontinuité séparant deux zones : dans la première zone, entre 7 et 10 h de jour, l'augmentation du nombre de dents, en rapport avec l'accroissement de la durée des jours, est forte ; dans la deuxième zone, entre 12 h et 16 h de jour, elle est faible. Cette situation persiste jusqu'aux environs de la 14^e feuille.

A partir de ce moment, entre la 15^e et la 17^e feuille, la discontinuité s'aggrave. A la 19^e-20^e feuille, entre 8 h et 11 h de jour, l'écart du nombre de dents est de 6 unités environ : c'est une première zone. Une heure supplémentaire, entre 11 et 12 h, augmente le



Diagr. 2. — Evolution du nombre de dents de feuille à feuille dans différentes durées de jour, des plus courtes aux plus longues. Le fraisier distingue dès la 8^e feuille entre les jours courts et les jours longs, et la limite de 11 $\frac{1}{2}$ entre les 2 catégories de durées de jours (*critical daylength*) devient de plus en plus nette au fur et à mesure qu'on s'approche de la floraison.

nombre de dents de plus de 10 unités. Au-delà de 12 h, le niveau reste à peu près le même jusqu'à 16 h. : c'est la 2^e zone.

Dans la suite, après la 20^e feuille, les zones se délimitent mieux encore. Tandis que, dans les durées de jour de plus de 12 h, la préfloraison des plantes se manifeste à peu près en même temps, en deçà de 11 h, par contre, les plantes stationnent au même niveau d'environ 40-45 dents, et la préfloraison ne se marque pas.

Finalement, en jours de 12 h ou plus, la floraison se déclanche aux environs de la 23^e-26^e feuille, tandis qu'en jours de 11 h ou moins, elle ne se produit pas.

Ainsi, d'une part, il est possible de mettre en évidence, dès la 8^e feuille, l'action différente de deux catégories de longueurs de jour, et d'autre part, la limite entre ces deux catégories devient de plus en plus nette au fur et à mesure qu'on s'approche de la préfloraison.

On observe, au cours du développement, deux types de réponses :

1. De la germination à la poussée de la 15^e-17^e feuille (40-50 dents), le raccourcissement des jours en deçà de 12 heures freine la progression de la formule dentaire, ce qui correspond à un retard plus ou moins marqué dans l'avancement du développement par rapport à ce qu'on obtient en jours longs.

2. A partir de la 15^e-17^e feuille et au-delà de la 20^e, le raccourcissement en deçà de 12 h correspond à un arrêt de l'évolution de la formule dentaire. Il ne s'agit plus seulement d'un retard : le développement est bloqué ; la préfloraison ne se produit pas.

Il existe donc, à partir de la 15^e-17^e feuille, une étape physiologique où le fraisier a absolument besoin, pour la progression de son développement, de longueurs de jour de plus de 12 heures.

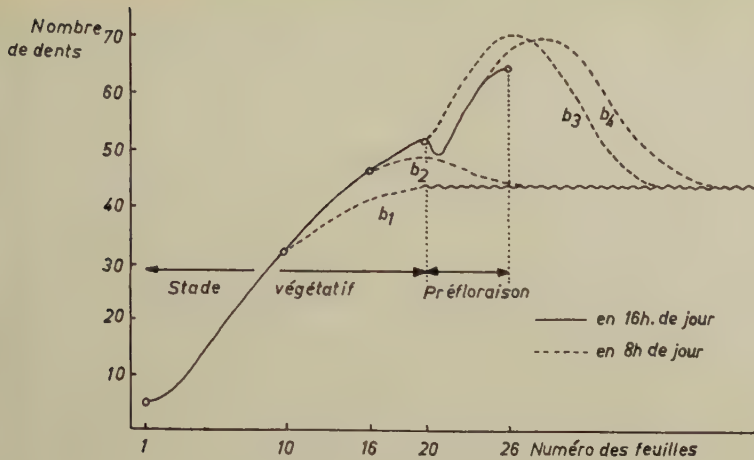
2. Deuxième méthode :

Transfert d'une longueur de jour dans une autre.

Nous reprenons une technique qui nous a quelque peu servi dès avant 1950. Nous transférons d'une durée de jour dans une autre, à divers stades, et nous cherchons à repérer, par ce moyen, l'existence d'un moment où le passage de jours courts en jours longs (ou inversement) est décisif pour le développement et la floraison.

A. Transferts de jours longs en jours courts.

Les fraisiers, semés fin avril, sont cultivés dans des conditions normales de plein air, jusqu'au moment où on décide de leur donner des jours courts. Les résultats sont exprimés dans le diagramme 3.



Diagr. 3. — Influence du raccourcissement des jours sur l'évolution de la forme des feuilles successives (nombre de dents), selon le stade du développement (stade végétatif; préfloraison) (explications dans le texte).

PREMIÈRE EXPÉRIENCE : *Nous cultivons en jours longs jusqu'à la 10^e feuille, puis nous passons en jours courts.*

L'application de jours courts retarde l'augmentation de nombre de dents de feuilles à feuilles; on finit par stationner au niveau de 40-45 dents aux environs de la vingtième feuille; ce niveau n'est pas dépassé aussi longtemps que les 8 h sont appliquées. Dans ces conditions, la préfloraison ne commence pas (diagr. 3; courbe b_1).

DEUXIÈME EXPÉRIENCE : *Nous cultivons en jours longs jusqu'à la 16^e-18^e feuille, puis nous passons en jours courts.*

A ce moment, quelques rares individus révèlent, à l'examen morphologique, les premiers signes de la préfloraison : début de croissance des tiges dressées, rougissement des dents¹. Ces individus ont des réactions très spéciales dont nous aurons à reparler plus loin, dans la 3^e expérience.

1. A la 16^e-18^e feuille, la préfloraison est normalement toute proche. Elle est de règle, un peu plus tard, à la 20^e feuille.

Qu'exige la plante, une fois la préfloraison commencée?

Nous laissons la préfloraison s'amorcer en jours longs. Lorsqu'elle est commencée, nous transférons en jours courts. Le transfert se fait plus ou moins longtemps après les changements morphologiques qui la caractérisent.

TROISIÈME EXPÉRIENCE : *Le transfert a lieu au moment même du déclenchement de la préfloraison, à la 20^e feuille.*

Les réactions observées sont tout à fait nouvelles. Les transformations de la préfloraison, qui s'amorçaient, cessent; il y a un rougissement excessif des premiers jeunes limbes en croissance après le transfert. Le nombre de dents des feuilles successives au lieu de progresser plus lentement, subit un affolement brutal. Les feuilles nouvelles sont très dentées : 60-70 dents. L'affolement est passager; progressivement, la formule dentaire finit par régresser et se stabilise autour de 40-45 dents (diagr. 3; courbe b_3). Une fois ce niveau atteint, on y stationne aussi longtemps que les jours courts sont appliqués. La plante reste végétative.

QUATRIÈME EXPÉRIENCE : *Le transfert a lieu plus tard, en pleine préfloraison, à la 21^e, 22^e ou 23^e feuille.*

Peu après le transfert, l'augmentation du nombre de dents est accéléré. La formule dentaire atteint des valeurs très élevées, de 70 dents et plus, tandis que les limbes rougissent d'une manière extrême, surtout dans leur jeunesse (diagr. 3; courbe b_4). La figure 7 montre une feuille à quatre folioles correspondant à un niveau dentaire qui atteint des valeurs exceptionnelles (plus de 80 dents).

Après la formation de quelques feuilles très dentées, on revient à des feuilles de moins en moins compliquées. Progressivement, le nombre de dents se stabilise autour de 40-45 dents.

La plante prend l'aspect qu'elle a lorsque le développement est stoppé en jours courts. La floraison ne se produit pas.

CINQUIÈME EXPÉRIENCE : *Le transfert a lieu plus tard encore, lorsque la floraison est imminente.*

On procède comme suit : on cultive une série de 20 plantes en jours longs. Au moment où quelques-unes d'entre elles fleurissent pour la première fois, on applique les jours courts à toutes les plantes.

Le résultat est net : en jours courts, les plantes non encore en fleurs, bien que très proches de la floraison, restent végétatives; elles réagissent par l'augmentation du nombre de dents des feuilles, suivie d'une stabilisation



Fig. 7. — Feuille quadrifoliée (entourée d'un rond) obtenue en traitant brusquement par jours courts un fraisier parvenu à sa préfloraison et cultivé jusque là en jours longs.

finale au niveau de 45 dents. Les plantes déjà en fleurs se comportent différemment : elles continuent à fleurir. Nous reviendrons plus loin sur ce dernier fait (p. 58 et suivantes).

Cette série d'expériences montre que les effets d'un transfert de jours longs en jours courts dépendent du stade où il est effectué :

1. *Avant la préfloraison*, à la 10^e feuille par exemple, le transfert en jours courts arrête le développement au seuil même de la préfloraison. L'arrêt correspond à la formation continue de feuilles toutes semblables, de 40-45 dents.

2. *Au cours de la préfloraison* (début ou fin de celle-ci), le transfert provoque un affolement violent, mais passager, de l'évolution de la forme des feuilles; finalement, le stationnement s'installe à 40-45 dents, niveau que la plante avait déjà dépassé au début du traitement par jours courts.

Il est évident que la plante exige absolument des jours longs tant pour amorcer sa préfloraison que pour la continuer et la mener à son terme.

B. Transferts de jours courts en jours longs.

On sait qu'il n'est pas possible de cultiver en jours courts, de 8 h, à partir du semis : les plantes meurent (voir SIRONVAL, 1951, p. 123).

Les expériences de transfert de jours courts en jours longs doivent se faire avec des plantes qu'on sème en jours longs et qu'on cultive dans ces conditions pendant un certain temps avant de les introduire en jours courts. Nous avons commencé nos essais avec des plantes ayant 10 feuilles et cultivées jusque-là en jours longs.

PREMIÈRE EXPÉRIENCE : Les jours courts sont donnés à partir de la 10^e feuille ; on transfère ensuite en jours longs, après des temps variables.

Nous disposons d'un lot de 60 plantes. A la 10^e feuille, on fait 4 séries de 15 plantes :

– une série témoin restant dans des jours longs (série 1);

– une série qui subit des jours courts de 8 h durant 2 semaines, puis retourne en jours longs (série 2);

– une série qui subit des jours courts de 8 h durant 4 semaines, puis retourne en jours longs (série 3);

– une série qui subit des jours courts de 8 h durant 6 semaines, puis retourne en jours longs (série 4).

Au départ, les séries sont comparables en tous points : même vigueur des fraisiers, mêmes dimensions. Les plantes ont partout leur 10^e feuille étalée; la moyenne du nombre de dents est de 34. La 11^e feuille pousse.

Le passage en jours courts de 8 h (séries 2, 3 et 4) introduit, dès la 12^e feuille, un ralentissement de l'évolution progressive de la forme des feuilles. Le retard est cependant très faible : environ deux dents de moins en 8 h; il s'accroît quelque peu de feuille à feuille, au fur et à mesure du séjour en jours courts.

Le retour en jours normaux, au bout de deux semaines passées en photopériode courte (série 2) supprime immédiatement le faible retard provoqué par le séjour en 8 h. Vingt-cinq jours après le retour en jours longs, il n'y a plus la moindre différence entre la série témoin 1 restée en jours longs, et la série 2. La vigueur des plantes, leur dimension, sont les mêmes. Le développement, mesuré par la forme des feuilles, en est à la même étape : la 15^e feuille vient de s'étaler; on trouve 45 dents de part et d'autre.

Des résultats analogues sont obtenus dans la série 3, qui séjourne 4 semaines en jours courts : dès le retour en jours normaux, le nombre de dents augmente. L'écart – relativement faible – qui s'était introduit est comblé rapidement.

Même dans la série 4, où le séjour en jours courts est de 6 semaines, les choses se passent comme en 2 et en 3 : après le retour en jours longs, le nombre de dents augmente très vite et le retard est rattrapé.

Dans toutes les séries, on arrive au niveau de 50 dents en *même temps*, vers la vingtième feuille; les phénomènes morphologiques

annonçant la floraison, se produisent simultanément, de même que la floraison. La plante fleurit entre la 23^e et la 25^e feuille.

En aucun cas, le séjour en jours courts de 2 à 6 semaines, à partir de l'étalement de la 10^e feuille, n'a d'effet marquant sur le moment de la floraison. Les jours courts freinent quelque peu l'évolution de la forme des feuilles, mais, dès le retour en jours longs, l'évolution normale reprend immédiatement et le retard est rattrapé.

DEUXIÈME EXPÉRIENCE : Les jours courts sont donnés à partir de la 15^e feuille ; on transfère ensuite en jours longs après des temps variables.

Nous disposons d'un lot de 60 plantes ayant 15 feuilles et cultivées jusque-là dans les conditions normales, de jours longs.

Nous faisons 4 séries de 15 plantes : une série témoin (1) restant en jours longs et 3 séries qui subissent des jours courts de 8 h respectivement pendant 2, 4 et 6 semaines, puis retournent en jours longs (séries 2, 3 et 4).

Au départ, la 15^e feuille vient de s'étaler partout, avec ses 41 dents en moyenne dans chaque série, et partout, la vigueur des plantes, et leurs dimensions sont les mêmes.

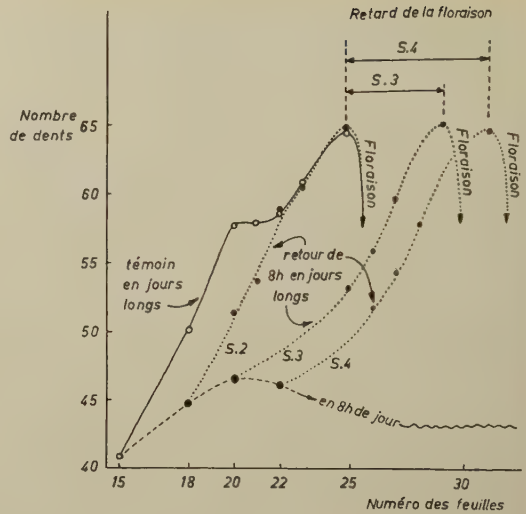
Le transfert en jours courts provoque d'abord, dès la première semaine chez toutes les plantes, un ralentissement de la progression de la formule dentaire (voir diagr. 4).

A la longue (5 à 6 semaines), le témoin en jours normaux et les plantes traitées par jours courts diffèrent nettement : tandis qu'en 8 h, on ne dépasse pas le plafond de 45-50 dents, en jours longs, les changements caractéristiques de la préfloraison se produisent.

Que provoque le retour en 16 h ?

Si le séjour en 8 h dure deux semaines (série 2), le retour en 16 heures correspond à une progression nouvelle, très rapide, du nombre de dents : en quelques feuilles (de la 18^e à la 22^e environ) le retard est rattrapé. La floraison se produit à peu près en même temps chez le témoin et chez le traité (diagr. 4; S. 2).

Si le séjour en 8 h est plus long, de 4 à 6 semaines (séries 3 et 4), le plafond de stationnement en jours courts est atteint au



Diagr. 4. — Deuxième expérience de transfert de jours courts en jours longs; réactions du fraisier exprimée par l'évolution de la forme des feuilles (nombre de dents) dans les diverses séries (suivre dans le texte).

moment où les plantes retournent en 16 h; les plantes font, depuis quelque temps, des feuilles constamment pareilles et la préfloraison ne se produit pas. Le retour en jours longs provoque immédiatement la préfloraison, libérant brusquement la plante de la stagnation. La floraison se manifeste finalement, après que se sont déroulés successivement tous les changements morphologiques préfloraux. Elle a lieu d'autant plus tard que le stationnement aux environs de 45 dents s'est prolongé plus longtemps en jours courts (diagr. 4; S. 3 et S. 4).

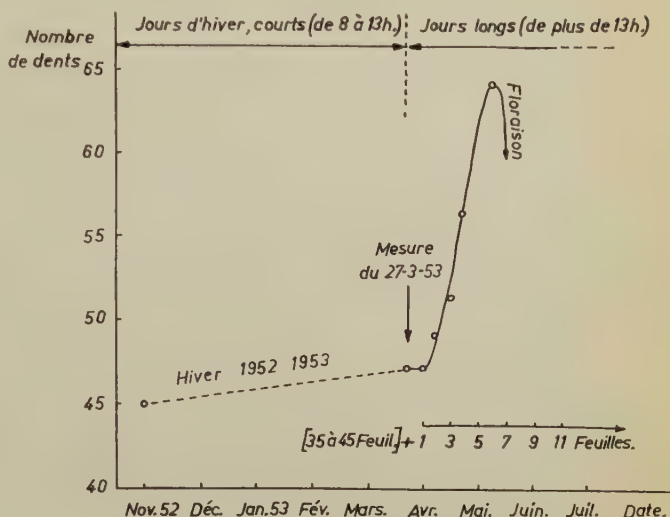
Dans cette expérience, le retard de la floraison est directement lié à la durée de l'arrêt du développement en 8 h au seuil de la préfloraison. Il y a donc une période où la plante doit absolument recevoir des jours longs pour que le développement puisse progresser normalement : cette période se situe à la préfloraison.

TROISIÈME EXPÉRIENCE : Les jours courts sont donnés à la 20^e-22^e feuille ; on transfère ensuite en jours longs.

Au moment où l'application des jours courts commence, la préfloraison est déjà en cours en jours longs. Le traitement par jours courts provoque — nous le savons déjà — une augmentation immédiate du nombre de dents des feuilles, suivi, quelque temps après, d'un retour vers la stabilisation à un niveau dentaire de 40-45 dents. En jours courts, la plante reste constamment sans fleurir.

Si au bout de deux semaines de jours courts, la plante est remise en jours longs, les feuilles ont, à ce moment, un nombre de dents excessif : 60-65 dents. Bien que ce nombre indique normalement l'approche de la floraison, le retour en jours longs n'est pas le signal d'une floraison immédiate. Au contraire, le niveau dentaire fluctue une quinzaine de jours, puis finalement s'abaisse avec la poussée de la première hampe florale. La floraison a lieu en retard : environ quinze jours après la normale. Le retard de son déclenchement équivaut à la durée du séjour en jours courts.

Il en va à peu près de même si la plante retourne en jours longs après 4 ou 6 semaines de jours courts. On a alors généralement atteint en jours courts (surtout après 6 semaines), le niveau de stationnement à 40-45 dents. Dès le retour en jours longs, la préfloraison commence ; elle est suivie de la floraison, qui est retardée d'autant plus que le traitement par jours courts s'est prolongé.



Diagr. 5. — Réactions du fraisier lors du retour en jours longs après un séjour prolongé en jours courts au seuil de la préfloraison (exprimées par l'évolution de la formule dentaire des feuilles).

Dans tous les cas où nous avons expérimenté en partant de plantes parvenues à la préfloraison, le retard de la mise à fleurs s'est avéré approximativement proportionnel à la durée du séjour en jours courts.

Nous donnons par exemple, sur le diagr. 5, le cas d'une série de plantes qui ont subi des jours courts de novembre 1952 à avril 1953, stagnant pendant ce laps de temps au niveau de 45 dents. Le retour en jours longs a déclenché la succession de tous les processus morphologiques de la préfloraison et la floraison a été retardée de 6 mois.

On peut affirmer que les jours courts, de 8 h, donnés dans la préfloraison, arrêtent totalement et immédiatement les processus du développement. A ce stade, le développement exige des jours longs.

RÉSUMÉ

Tous nos résultats conduisent à affirmer que :

I. Le développement normal du fraisier des quatre-saisons, à partir du semis jusqu'à la floraison, comprend *deux phases physiologiques distinctes par leurs réactions à l'égard du raccourcissement des jours*. Le fait est démontré, tant par des expériences où on applique toute une série de durées de jours à des fraisiers à partir du semis, que par les résultats de transferts de photopériodes courtes dans des photopériodes longues (et inversement) à divers stades morphologiques du développement.

II. Les deux phases se définissent comme suit :

a. *La première phase* va du semis à la croissance de la 15^e-17^e feuille, c'est-à-dire jusqu'au seuil des changements morphologiques de la préfloraison qui débute vers la 20^e feuille (50 dents). Durant cette phase, le raccourcissement des jours ralentit le développement, mais ne l'arrête pas. Le retard dû à l'application de jours courts pendant un certain temps peut être rapidement rattrapé

par l'application ultérieure de jours longs. La plante ne distingue pas d'une façon très nette les jours longs des jours courts.

b. *La deuxième phase* commence à la 15^e-17^e feuille, un peu avant que se déclanchent, vers la 20^e feuille, les changements morphologiques de la préfloraison; elle se prolonge jusqu'à la floraison elle-même.

Pendant toute sa durée, la plante distingue nettement deux catégories dans les diverses photopériodes possibles : d'une part celles qui sont favorables à la poursuite du développement (les photopériodes longues), et d'autre part celles qui y sont défavorables (les photopériodes courtes).

Il faut souligner que dans la deuxième phase, une application quelconque de jours courts provoque l'arrêt immédiat du développement. **Pour son passage à l'état sexué, la plante y demande des jours longs d'une manière absolue.**

On est en présence d'une **photophase physiologique typique**, correspondant à une période de sensibilité extrême du végétal à la durée des jours.

CHAPITRE II

La phase de vie sexuée

L'application continue d'une photopériode longue, durant la photophase, aboutit à la floraison : pour la première fois depuis le semis, la plante porte une fleur, puis un fruit et des graines. Morphologiquement, il s'agit d'un stade distinct.

La morphologie des fraisiers en fleurs est compliquée. On trouve encore des stolons, mais à certains endroits seulement. Beaucoup de bourgeons axillaires donnent, en outre, de nouvelles tiges secondaires courtes, dont les 4 à 5 feuilles successives évoluent rapidement vers le niveau de 50-60 dents; chaque tige se termine par une hampe florale; la plante apparaît comme un buisson de plus en plus dense (voir la figure 6, p. 43).

Dans l'ensemble, ces caractéristiques du végétal sexué se maintiennent plusieurs années. Cependant, l'observation attentive des hampes florales indique des fluctuations organographiques saisonnières. Il y a notamment

des hampes « d'automne » très spéciales, trapues et à grandes feuilles, peu florigènes, et des hampes « d'août », qui se distinguent au contraire par leur grande taille et leur floraison abondante.

Quelques essais antérieurs ont révélé certains caractères physiologiques de la plante en fleurs. Nous savons, par exemple, que l'application des jours courts sur cette plante n'empêche pas – du moins dans l'immédiat – la poursuite de la floraison (voir SIRONVAL, 1951, p. 140 et suivantes). Il s'agit de préciser et de compléter ces données sur le comportement physiologique après la sexualisation.

Nous concentrons l'attention sur l'expression même de l'état sexué : la formation des fleurs dans la hampe florale.

Les résultats expérimentaux sont précédés d'une étude sur la floraison dans les conditions normales de culture en plein champ.

I. LA HAMPE FLORALE DE LA PLANTE SEXUÉE DANS LES CONDITIONS NORMALES DE CULTURE, EN PLEIN CHAMP

La « hampe florale » du fraisier est une notion introduite dans la pratique et qu'il convient de définir.

Prenons, comme type, la hampe florale d'une plante sexué à la deuxième année de floraison, au mois de juillet (fig. 8). Cette

hampe est constituée par une tige dressée dont les derniers entrenœuds se sont fortement allongés et qui se termine par une fleur.

Le premier entrenœud allongé porte une feuille trifoliée quelque peu réduite quant à sa formule dentaire : nous l'appelons la *feuille préflorale*. Bien qu'elle soit évidemment végéta-

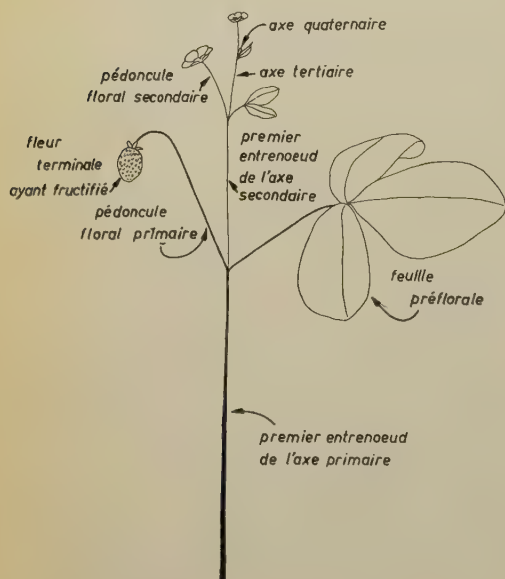


Figure 8. — Schéma de la hampe florale du fraisier des quatre-saisons (explications dans le texte).

tive, cette feuille, insérée au-dessus du premier entrenœud allongé, fait partie de la hampe. Cet entrenœud lui-même se prolonge généralement par le pédoncule de la fleur terminale, quoique, dans certains cas, un second entrenœud, et beaucoup plus rarement, un troisième, l'en séparent. Le (ou les) entrenœuds allongés, et le pédoncule floral qui les prolonge, constituent l'*axe primaire* de la hampe.

De l'aisselle de la feuille préflorale part toujours un *axe secondaire* comprenant généralement un ou deux entrenœuds secondaires, suivis d'un pédoncule floral. Les bractées au

sommet des entrenœuds secondaires sont réduites, bifoliées ou monofoliées. De leurs aisselles, partent des *axes tertiaires* terminés par une fleur. Ces axes peuvent présenter un premier entrenœud, et parfois un second, extrêmement courts, suivis du pédoncule floral. Aux nœuds de l'axe tertiaire se trouvent des stipules à l'aisselle desquelles partent souvent des *axes quaternaires*, garnis à leur tour de stipules et terminés par des fleurs.

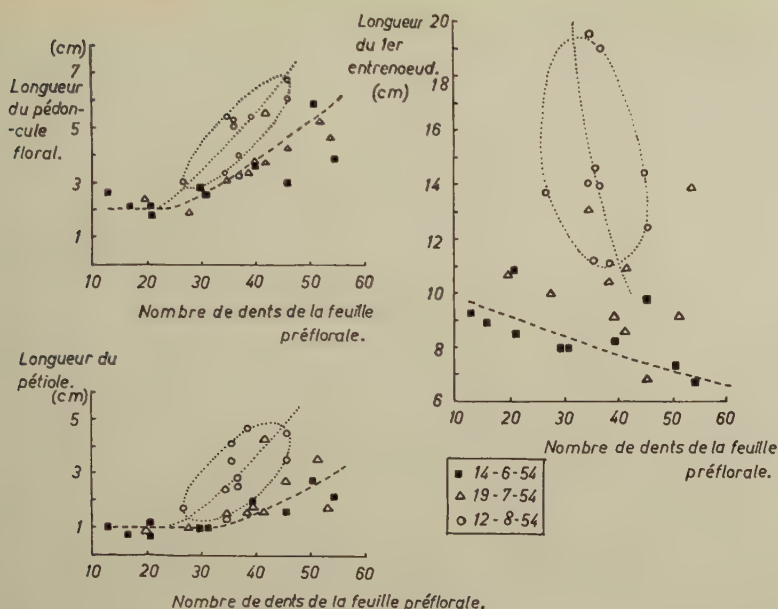
Les hampes florales d'une série de plantes ne présentent pas chacune tous les organes cités, mais toutes possèdent les organes primaires : le premier entrenœud de l'axe primaire, la feuille préflorale et le pédoncule floral terminal.

L'examen d'un grand nombre de ces organes primaires révèle l'existence de corrélations entre leurs caractéristiques.

L'un des diagrammes 6 (en haut, à gauche) donne en abscisse, le nombre de dents de la feuille préflorale et, en ordonnée, la longueur du pédoncule floral primaire. On constate que les hampes dont la feuille préflorale est la plus dentée ont les pédoncules floraux les plus longs, tandis que celles dont la feuille est la moins dentée ont les pédoncules floraux les plus courts. Une autre corrélation relie la formule dentaire à la longueur du premier entrenœud de l'axe primaire (diagr. 6, à droite) : les feuilles les plus dentées correspondent aux premiers entrenœuds les plus courts. D'autre part, il existe une troisième corrélation entre la formule dentaire de la feuille et la longueur de son pétiole : les pétioles les plus longs se rencontrent chez les feuilles les plus dentées (diagr. 6; en bas, à gauche).

En général, plus la feuille préflorale de la hampe a une formule dentaire compliquée, plus s'élève la longueur de son pétiole et du pédoncule floral terminal, et plus s'abaisse la longueur du premier entrenœud qui la soutient.

Il en résulte qu'une formule dentaire compliquée de la feuille préflorale correspond à des rapports bas entre la longueur du premier entrenœud et celle du pédoncule floral, ou celle



Diagr. 6. — Corrélation entre le nombre de dents de la feuille préflorale et quelques-unes des dimensions caractéristiques des hampes de fraisiers en fleurs à 3 époques de l'année (juin, juillet, août). Chaque point représente une hampe florale.

du pétiole : par exemple, pour une formule dentaire de 50 dents :

$$\frac{\text{longueur du 1^{er} entrenœud}}{\text{longueur du pédoncule floral}} = 1,4;$$

et

$$\frac{\text{longueur du 1^{er} entrenœud}}{\text{longueur du pétiole}} = 2,3;$$

tandis qu'au contraire, une formule dentaire réduite correspond à des rapports élevés : par exemple, pour une formule dentaire de 20 dents :

$$\frac{\text{longueur du 1^{er} entrenœud}}{\text{longueur du pédoncule floral}} = 4,5;$$

et

$$\frac{\text{longueur du 1^{er} entrenœud}}{\text{longueur du pétiole}} = 9,0.$$

Cependant, quand on considère de mois en mois les rapports entre les dimensions et les valeurs absolues de ces dernières — qui dépendent de la formule dentaire des feuilles préflorales — on constate qu'ils ne sont pas les mêmes aux différentes époques de l'année. Au contraire, les valeurs absolues comme les rapports entre les dimensions, sont sujets à des variations saisonnières.

L'examen du diagramme 6 indique trois groupes différents de valeurs correspondant à trois dates différentes d'observation. Pour le premier groupe, l'observation est du 14 juin; pour le second groupe, du 19 juillet; pour le

troisième groupe, du 12 août. Ce dernier groupe diffère fortement des autres : à formule dentaire égale, les dimensions des hampes y sont régulièrement plus élevées.

Chaque groupe mensuel est suffisamment homogène pour être représenté par des moyennes. Nous donnons au tableau II les moyennes observées au cours de l'année 1954. La longueur du 1^{er} entrenœud, relativement basse en juin, augmente d'abord pour atteindre un maximum en août; ensuite, elle se réduit jusqu'à des valeurs faibles. Les autres dimensions (longueur du pétiole de la feuille préflorale et longueur du pédoncule) s'allongent sans discontinuer du printemps à l'automne.

Au début de la floraison, en mai-juin, on part de hampes dont le premier entrenœud est long; à cette époque, le pédoncule floral et le pétiole de la feuille préflorale sont courts. En

TABLEAU II

*Variation des dimensions des hampes florales au cours de l'année.
(Moyennes sur 100 hampes.)*

Dates	Long. moyenne du 1 ^{er} entrenœud de l'axe primaire (en cm)	Long. moyenne du pédoncule floral primaire (en cm)	Long. moyenne du pétiole de la feuille préflorale (en cm)	Rapport	
				$\frac{\text{Longueur}}{\text{Longueur}}$ 1 ^{er} entrenœud du pédoncule	$\frac{\text{Longueur}}{\text{Longueur}}$ 1 ^{er} entrenœud du pétiole
14.6	8,6	3,0	1,4	2,83	6,15
10.7	10,7	3,8	2,2	2,81	4,86
6.8	14,4	4,7	3,1	3,06	4,64
5.10	7,0	6,3	4,2	1,11	1,66
24.11	5,1	9,1	6,2	0,54	0,82

août, le premier entrenœud est devenu très long : ce sont les hampes « d'août ». Ensuite, le premier entrenœud raccourcit, tandis que le pédoncule floral et le pétiole de la feuille préflorale s'allongent. On aboutit, en octobre-novembre, à des hampes à premier entrenœud très court et à pédoncule et pétiole très longs : ce sont des hampes « d'automne ».

Les changements sont fidèlement exprimés par les rapports entre les dimensions. Le tableau II montre jusqu'en août des rapports élevés entre la dimension du premier entrenœud et celles du pédoncule ou du pétiole ; ces rapports s'abaissent en automne.

Le nombre de fleurs varie lui aussi avec les saisons (tableau III). En juin, chaque hampe porte en moyenne 6,3 fleurs. La moyenne augmente de mois en mois jusqu'en octobre (8,6 fleurs). D'octobre à novembre, on observe une chute brusque (6,6 fleurs). Le maximum se situe entre août et octobre. Il coïncide plus ou moins avec celui des dimensions. Cependant, on distingue une coïncidence plus nette en examinant la distribution des fleurs dans la hampe.

Les fleurs se partagent en trois groupes :

a) la fleur unique, toujours présente, terminant l'axe primaire de la hampe ;

b) les fleurs issues du bourgeon aissellier de la feuille préflorale ;

c) les fleurs issues du bourgeon du deuxième nœud qu'on trouve parfois le long de l'axe primaire.

La variation du nombre total de fleurs par hampe, n'est évidemment pas due à la fleur unique qui termine toujours l'axe principal de la hampe. Ce sont les bourgeons situés à l'aisselle de la feuille préflorale et au deuxième nœud de l'axe primaire qui la déterminent.

A l'aisselle de la feuille préflorale, on trouve en moyenne 4,1 fleurs en juin, beaucoup plus en août (6,9), et à nouveau moins en automne (4,5). Au deuxième nœud de l'axe primaire, le bourgeon fait peu de fleurs (entre 0,1 et 1,6). Le deuxième nœud n'existe d'ailleurs que sur un petit nombre de hampes. Il initie quelques fleurs en juin (1,1), nettement moins en août (0,1), puis à nouveau un peu plus en automne (1,6-1,1).

TABLEAU III

Variation, au cours de l'année, du nombre de fleurs des hampes florales et de leur répartition.

(Moyennes sur 100 hampes.)

Dates	Nombre de fleurs moyen au bourgeon aissellier de la feuille préflorale		Nombre de fleurs moyen au 2 ^e nœud(éventuel) de l'axe primaire		Fleur terminale		Nombre total moyen de fleurs par hampe	
	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total
14.6	4,1	66,0	1,1	17,7	1,0	16,3	6,3	100
10.7	6,1	82,3	0,3	4,0	1,0	13,7	7,4	100
6.8	6,9	86,2	0,1	1,1	1,0	12,7	8,0	100
5.10	6,0	69,6	1,6	18,7	1,0	11,7	8,6	100
24.11	4,5	67,9	1,1	16,9	1,0	15,0	6,6	100

En août, près de 90 % des fleurs de la hampe florale proviennent du bourgeon aissellier de la feuille préflorale. Cette période est encadrée de deux autres – de printemps et d'automne – où le bourgeon aissellier de la feuille préflorale donne relativement moins de fleurs, tandis qu'il y en a relativement plus provenant d'un deuxième nœud éventuel.

Dans l'ensemble de l'année, le bourgeon aissellier de la feuille préflorale fait entre 70 et 90 % de toutes les fleurs; son comportement est déterminant dans l'évolution du nombre total de fleurs par hampe. La hampe fleurit surtout par le bourgeon aissellier de la feuille préflorale.

* * *

Ainsi, il apparaît que, dans les conditions de culture normale de plein champ, le mode de floraison du fraisier des quatre-saisons change de mois en mois d'une manière qu'il est possible de chiffrer avec précision.

C'est surtout la forme des hampes, la quantité et la disposition de leurs fleurs qui se modifient.

Chaque année, l'évolution se présente comme suit :

a. **du printemps à la fin de l'été**, les dimensions des premiers entrenœuds des hampes florales augmentent; les rapports des dimensions :

$$\frac{\text{longueur du 1^{er} entrenœud}}{\text{longueur du pétiole}}$$

ou

$$\frac{\text{longueur du 1^{er} entrenœud}}{\text{longueur du pédoncule}}$$

sont élevés; les fleurs sont de plus en plus abondantes au bourgeon aissellier de la feuille préflorale; elles sont de plus en plus rares au bourgeon du 2^e nœud éventuel. Cette première période prend fin en août, avec les dimensions maxima des premiers entrenœuds, les rapports les plus élevés entre dimensions, le maximum de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale.

b. une deuxième période commence à la fin de l'été et va jusqu'à l'automne.

Durant cette période, les dimensions des premiers entrenœuds diminuent; les rapports

$$\frac{\text{longueur du 1}^{\text{er}} \text{ entrenœud}}{\text{longueur du pétiole}}$$

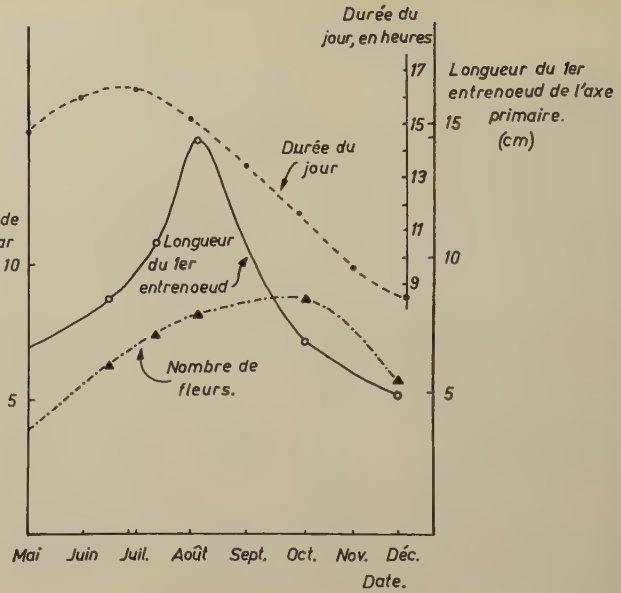
et

$$\frac{\text{longueur du 1}^{\text{er}} \text{ entrenœud}}{\text{longueur du pédoncule}}$$

sont bas; le nombre de fleurs s'abaisse au bourgeon aisselier de la feuille préflorale et augmente au deuxième nœud.

Le diagramme 7 représente les 2 périodes. On y a indiqué les courbes du nombre de fleurs de mois en mois et les changements de dimensions du premier entrenœud au cours de l'année. Ces courbes sont comparées à la variation annuelle de la durée des jours.

On voit qu'il pourrait y avoir un rapport entre les transformations se produisant dans les hampes et la durée des jours. En particulier la dimension maxima du premier entrenœud et le maximum du nombre de fleurs au nœud de la feuille préflorale sont



Diagr. 7. — Evolution au cours de l'année d'une des dimensions, ainsi que du nombre de fleurs des hampes florales de fraisiers sexuels. Le rapport possible entre cette évolution et la durée des jours apparaît clairement.

décalés d'un mois et demi à deux mois par rapport à la durée maxima des jours. Il est possible que la réduction de la durée des jours en septembre détermine la forme des hampes florales d'automne et le caractère de leur floraison.

II. ACTION EXPÉRIMENTALE DE LA DURÉE DES JOURS SUR LA FLORAISON DES PLANTES SEXUÉES

La connaissance des modalités exactes de la floraison normale, en plein champ, des plantes en fleurs permet d'aborder l'étude de leurs réactions à une modification expérimentale de la photopériode.

Nous décrivons plusieurs essais.

Nous appliquons d'abord, à des plantes en fleurs cultivées jusque-là en jours longs, des

jours courts de 8 h (§ 1); nous appliquons ensuite des jours de diverses durées (§ 2); enfin, après avoir appliqué des jours courts, nous étudions les effets que produit la restitution de jours longs (§ 3).

Toutes les plantes sont constamment en plein air et on les recouvre pour réduire la durée des jours.

1. Application de jours courts de 8 heures.

On procède comme suit : au début de mai, dans une culture de plantes d'un an en fleurs, on délimite deux séries. Une série reçoit les jours normaux, longs à cette époque (de 14 à 16 h jusqu'en septembre) : c'est le témoin ; l'autre reçoit des jours courts de 8 h. On prélève des hampes à intervalles de 50 jours dans les deux séries et on les examine.

A. La floraison après 50 jours courts de 8 h.

Les diagrammes 8 permettent de comparer le témoin et le traité par 8 h de jour après 50 jours. 10 hampes prises au hasard sont représentées de part et d'autre : en abscisse, le nombre de dents de chaque feuille préflorale; en ordonnée, les valeurs de chacune des trois dimensions que nous mesurons.

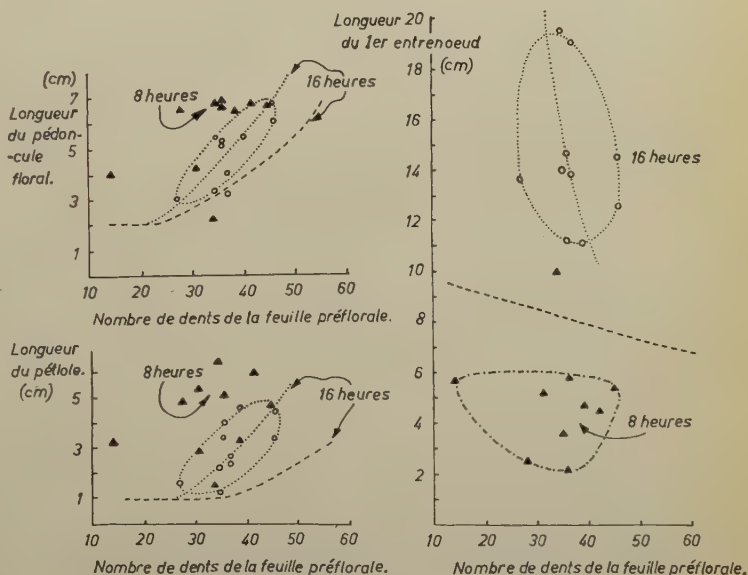
A nombre de dents égal de la feuille préflorale, les hampes provenant de plantes en fleurs traitées par 8 h de jour ont un 1^{er} entrenœud plus court que les hampes témoins. La différence est très marquée.

Une seule des hampes traitées (celle dont la feuille a 34 dents) s'inscrit dans la normale. Les 9 autres ont une dimension du 1^{er} entrenœud aberrante, inférieure à 6 cm. On trouve deux hampes chez lesquelles l'entrenœud a moins de 2,5 cm. La dimension moyenne chez le traité par 8 h est de 4,9 cm, alors qu'elle est, au même moment, de 14,4 cm chez le témoin en jours longs. Le traitement par 50 jours courts ramène prati-

quement au 1/3 la longueur du 1^{er} entrenœud.

Les dimensions du pétiole de la feuille préflorale et du pédoncule floral sont, elles aussi, anormales en 8 h. Ces organes sont, l'un et l'autre, plus longs chez les traités par jours courts que chez les témoins. La différence se marque parfaitement dans la moyenne. La longueur moyenne du pédoncule floral est de 5,6 en 8 h contre 4,7 en jours normaux (augmentation d'environ 20 % en jours courts). Celle du pétiole est de 4,5 en 8 h, contre 3,1 en jours normaux (augmentation de 30 à 40 % en 8 h). Lorsqu'on examine 10 cas individuels, pris au hasard, on en trouve quelques-uns seulement (dans les diagrammes 8, il y en a 4) qui s'inscrivent dans les dimensions normales.

Les modifications se traduisant par l'obtention en 8 h de rapports anormaux entre la



Diagr. 8. — Influence du raccourcissement des jours sur quelques dimensions des hampes florales; le 1^{er} entrenœud devient plus court, tandis que les dimensions du pédoncule floral et de la feuille préflorale s'allongent (conf. diagr. 6).

TABLEAU IV

*Effets des jours courts, de 8 h, sur les dimensions moyennes des hampes florales.
(Moyennes sur 100 hampes.)*

	Longueur du 1 ^{er} entrenœud de l'axe primaire (en cm)	Longueur du pédoncule floral primaire (en cm)	Longueur du pétiole de la feuille préflorale (en cm)	Rapport	
				Longueur 1 ^{er} entren.	Longueur 1 ^{er} entren.
				Longueur du pédoncule	Longueur du pétiole
A. Hampes florales en 8 h de jour . . .	4,9	5,6	4,5	0,87	1,07
B. Hampes florales en jours longs (6 août)	14,4	4,7	3,1	3,06	4,64

TABLEAU V

*Effets des jours courts, de 8 h, appliqués pendant 50 jours
sur le nombre et la répartition des fleurs des hampes.*

	Nombre de fleurs moyen au bourgeon aissellier de la feuille préflorale		Nombre de fleurs moyen au bourgeon du 2 ^e nœud éventuel de l'axe primaire		Fleur terminale		Nombre total moyen de fleurs par hampe	
	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total
A. Hampes florales en 8 h de jour . . .	2,8	70,0	0,2	5,0	1,0	25,0	4,0	100
B. Hampes florales en jours longs (6 août)	6,9	86,2	0,1	1,1	1,0	12,7	8,0	100

dimension du 1^{er} entrenœud et celles du pédoncule et du pétiole. Ces rapports, supérieurs à 3 dans les conditions de jours longs deviennent voisins ou inférieurs à l'unité en 8 h (en jours longs, le rapport

$$\frac{\text{longueur du 1}^{\text{er}} \text{ entrenœud}}{\text{longueur du pédoncule}} = 3,06, \text{ contre}$$

0,87 en 8 h; de même, en jours longs, le rap-

$$\text{port } \frac{\text{longueur du 1}^{\text{er}} \text{ entrenœud}}{\text{longueur du pétiole}} = 4,64,$$

contre 1,07 en 8 h; tableau IV)

En même temps que les dimensions se modifient, on voit changer le nombre des fleurs (tableau V).

En 50 jours de traitement sous 8 h, le nombre de fleurs par hampe est réduit de deux fois : 4,0 fleurs en 8 h au lieu de 8,0 en jours normaux. Comme la fleur unique terminant l'axe primaire est partout présente et n'est n'est pas touchée par le traitement, la diminution provient exclusivement du bourgeon de la feuille préflorale; le nombre de fleurs y tombe de 6,9 en jours longs à 2,8 en jours courts. Au deuxième nœud de l'axe primaire, il y a une très légère augmentation : de 0,1 en jours normaux à 0,2 en 8 h.

Ce mouvement dans le nombre total et dans la répartition des fleurs en 8 h de jour est exactement celui qui se produit lorsque les hampes d'automne se forment :

1) dans les deux cas, le nombre total des fleurs par hampe diminue;

2) dans les deux cas, la diminution est due à l'affaiblissement de la floraison au premier nœud de l'axe primaire;

3) dans les deux cas, la tendance à fleurir au deuxième nœud, tend à augmenter très légèrement.

L'effet des jours courts s'exprime aussi dans la forme des fleurs. On obtient souvent des périanthes singuliers, chez lesquels se pro-

duisent une foliation marquée des sépales (fig. 9). La foliation a toujours lieu de telle sorte que la fleur possède une symétrie bilatérale. Souvent, il se détache d'un côté, en (A) – suivre sur la fig. 9 – un groupe de 3 sépales (1, 2 et 3) s'unissant à un pétiole très court, et disposés à la manière des folioles d'une feuille en un médian (1), et 2 latéraux (2 et 3). De l'autre côté, en (B) il se détache généralement 3 autres sépales assez grands (4, 5 et 6), ainsi que 4 à 5 languettes qui s'insèrent un peu plus bas le long de l'axe; les trois grands sépales comportent à nouveau un médian (4) et deux latéraux (5 et 6) symétriques, mais ils s'insèrent directement sur l'axe pédonculaire. Les pétales, pour leur part, restent souvent petits; les étamines et les carpelles sont peu nombreux.

B. La floraison après 100 jours courts et au-delà.

La prolongation jusqu'à 100 jours et au-delà du traitement par jours courts pose la question de modifications plus marquées des dimensions des hampes florales, et d'une réduction de plus en plus forte du nombre de leurs fleurs. De telles modifications pourraient conduire à la longue à un retour de la plante sexuée à un état végétatif par réduction progressive des manifestations florales.

L'expérience est réalisée à partir de plantes normales, parfaitement en fleurs, en mai.

Au départ, la longueur du premier entrenœud vaut 7,0 cm; au bout de 50 jours, on est tombé à 4,9; après 100 jours, à 4,8; après 150 jours, à 0,9 (tableau VI A). Les chiffres moyens se maintiennent ensuite, au-delà de 150 jours, autour de l'unité.

Pendant ce temps, les longueurs du pétiole de la feuille préflorale et du pédoncule floral augmentent par rapport au témoin. La modification se produit dans les deux mois qui suivent le traitement par jours courts. Au bout de 50 jours déjà, on a pratiquement atteint des valeurs qui vont rester constantes par la suite.

Quant au nombre de fleurs (tableau VI B), il présente une évolution parallèle à celle du premier entrenœud : diminution constante du

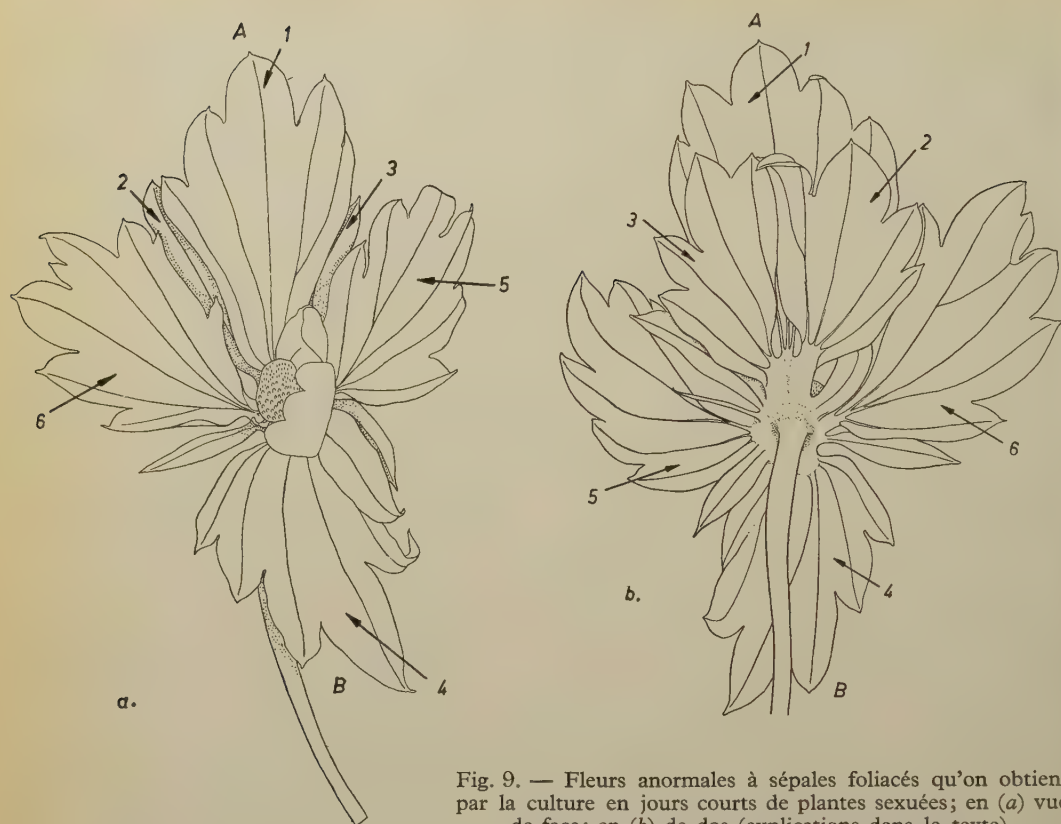


Fig. 9. — Fleurs anormales à sépales foliacés qu'on obtient par la culture en jours courts de plantes sexuées; en (a) vue de face; en (b) de dos (explications dans le texte).

nombre de fleurs par hampe jusqu'aux environs du 150^e jour, puis stabilisation. On passe d'environ 7 fleurs au départ, à 4 après 50 jours; puis à 3,3, après 100 jours; puis à 2,7 après 150 jours. On se maintient ensuite autour de 2 à 3 fleurs par hampe. La diminution du nombre de fleurs est essentiellement le fait du bourgeon aissellier de la feuille préflorale. Le nombre de fleurs au deuxième nœud et la fleur terminant l'axe primaire interviennent pour des valeurs à peu près constantes.

Tandis que ces changements se produisent, les hampes florales se font de plus en plus rares. Ceci va de pair avec un affaiblissement général de la plante, la formation de feuilles petites et malingres, un dépérissement du système racinaire, mais à aucun moment, la

plante ne redevient végétative : elle ne cesse pas de fleurir jusqu'à la mort qui intervient souvent une dizaine de mois après le début du traitement par jours courts.

Ainsi donc, les jours courts ne déterminent pas le retour à l'état végétatif; ils sous-alimentent seulement la plante sexuée.

2. Transfert dans des jours de diverses durées.

Les modifications résultant de l'application de journées courtes sur des plantes sexuées conduisent – comme nous venons de le voir – à des hampes florales tout à fait anormales,

TABLEAU VI

Effets d'un séjour prolongé en jours courts, de 8 h, sur les dimensions des hampes, le nombre et la répartition de leurs fleurs.
(Moyenne sur 100 hampes.)

A. DIMENSIONS DES HAMPE						
Durée du séjour en 8 h (en jours)	Longueur du 1 ^{er} entrenœud de l'axe primaire (en cm)	Longueur du pédoncule floral primaire (en cm)	Longueur du pétiole de la feuille préflorale (en cm)	Rapport		
				Long. 1 ^{er} entrenœud Long. du pédoncule	Long. 1 ^{er} entrenœud Long. du pétiole	
50	4,9	5,6	4,5	0,87	1,08	
100	4,8	4,1	3,3	1,16	1,45	
150	0,9	5,1	4,0	0,17	0,22	
B. NOMBRE ET RÉPARTITION DES FLEURS						
Durée du séjour en 8 h (en jours)	Nombre de fleurs moyen au bourgeon aisselier de la feuille préflorale		Nombre de fleurs moyen au bourgeon du 2 ^e nœud (éventuel) de l'axe primaire		Fleur terminale	
	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total
50	2,8	70,0	0,2	5,0	1,0	25,0
100	2,2	66,6	0,1	3,4	1,0	30,0
150	1,5	55,0	0,2	9,9	1,0	35,1
					4,0	100
					3,3	100
					2,7	100

TABLEAU VII

*Effet comparé de quelques photopériodes sur les dimensions des hampes, le nombre et la répartition de leurs fleurs.
(Moyenne sur 100 hampes.)*

A. DIMENSIONS DES HAMPE						
Longueur du jour	Longueur du 1 ^{er} entrenœud de l'axe primaire (en cm)	Longueur du pédoncule floral primaire (en cm)	Longueur du pétiole de la feuille préflorale (en cm)	Rapport		Long. du pétiole
				Long. 1 ^{er} entrenœud Long. du pédoncule	Long. 1 ^{er} entrenœud Long. du pétiole	
16 h	10,7	3,9	2,2	2,81	4,86	
12 h	5,6	4,9	3,2	1,14	1,75	
11 h	3,9	5,2	3,7	0,75	1,05	
10 h	2,2	4,8	4,9	0,49	0,49	
8 h	0,9	5,1	4,0	0,17	0,22	
B. NOMBRE ET RÉPARTITION DES FLEURS						
Longueur du jour	Nombre de fleurs moyen au bourgeon aisselier de la feuille préflorale		Nombre de fleurs moyen au bourgeon du 2 ^e nœud (éventuel) de l'axe primaire		Fleur terminale	
	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total
16 h	6,1	82,3	0,3	4,0	1,0	13,7
12 h	4,5	72,8	0,6	10,8	1,0	16,4
11 h	5,0	78,6	0,3	5,6	1,0	15,8
10 h	3,2	65,3	0,7	14,4	1,0	20,3
8 h	1,5	55,0	0,2	9,9	1,0	35,1
					7,4	100
					6,1	100
					6,3	100
					4,9	100
					2,7	100

fleurissant mal et très différentes de celles que la plante fournit habituellement. On peut penser que l'application de durées de jours moins courtes donnerait les intermédiaires entre la hampe normale et celle de 8 h.

Nous avons choisi d'appliquer les durées de jour de 8 h - 10 h - 11 h - 12 h et 16 h sur 5 séries de plantes en fleurs (20 plantes chacune). L'expérience commence en mai et dure 5 mois. A la fin du traitement, en septembre, le jour normal est encore de plus de 12 h, ce qui permet d'appliquer les 4 premières photopériodes en utilisant constamment les jours naturels. Le témoin en 16 h est arbitrairement donné par les chiffres de juillet.

La longueur du premier entrenœud constitue sans conteste la dimension la plus sensible à la variation de la longueur des jours. Après 5 mois de culture sa valeur diminue régulièrement des jours les plus longs aux jours les plus courts (tableau VII A).

La longueur du pédoncule floral aussi bien que celle du pétiole de la feuille préflorale ont des fluctuations moins régulières.

La longueur du pétiole augmente progressivement au fur et à mesure que la durée du

jour passe de 16 h à 10 h; cependant, en deçà de 10 h., le changement est diffus. La longueur du pédoncule varie moins nettement. Certes, en 16 h, le pédoncule est plus court que partout ailleurs; mais, surtout entre 8 et 12 h, les fluctuations sont très irrégulières.

Les changements se reflètent dans les rapports entre la longueur du premier entrenœud et celle des autres dimensions. Les rapports sont élevés en 16 h et s'abaissent avec la durée du jour jusqu'à devenir très bas en 8 h (tableau VII A).¹

Le nombre de fleurs diminue avec le raccourcissement des jours (tableau VII B). La diminution est moins forte lorsqu'on passe de 16 h à 11 h que par la suite de 11 h à 8 h. La variation est essentiellement due au comportement du bourgeon de la feuille préflorale.

1. On note, pour chaque durée de jour, que le rapport $\frac{\text{longueur du 1}^{\text{er}} \text{ entrenœud}}{\text{longueur du pédoncule}}$ est inférieur au rapport $\frac{\text{longueur du 1}^{\text{er}} \text{ entrenœud}}{\text{longueur du pétiole}}$. C'est un fait

tout à fait général que reflètent aussi les tableaux IV et VI, relatifs aux expériences en 8 h de jour.

TABLEAU VIII

Comparaison des hampes florales obtenues en 12 h de jours avec les hampes d'« automne » (novembre).

	Dimensions			Nombre de fleurs			
	du 1 ^{er} entren. de l'axe primaire (cm)	du pédoncule floral terminal (cm)	du pétiole de la feuille préflorale (cm)	au bourg. aissellier de la feuille préflorale	au bourg. du 2 ^e nœud éventuel de l'axe primaire	fleur terminale	de la hampe entière
en 12 heures de jour	5,6	4,9	3,2	4,5	0,6	1,0	6,1
en novembre : hampes d'« automne »	5,1	9,1	6,2	4,5	1,1	1,0	6,6

Le bourgeon du deuxième nœud, comme celui de la fleur terminale, interviennent en valeur absolue pour des quantités à peu près constantes.

Dans l'ensemble, le raccourcissement de la photopériode provoque des modifications proportionnelles de la floraison et de la forme des hampes. En 12 h de jour par exemple, le nombre de fleurs, comme les dimensions et leur rapport, est intermédiaire entre les valeurs qu'on trouve en 8 h et en 16 h.

On note par ailleurs que les caractéristiques des hampes florales obtenues en 12 h se rapprochent fortement de celles des hampes « d'automne » telles que nous les trouvons normalement en novembre, lorsque les plantes ont subi depuis quelques mois le raccourcissement saisonnier des jours (tableau VIII).

3. Transfert des jours courts en jours longs.

Ainsi, le séjour en jours courts déforme les hampes florales et diminue l'intensité de la floraison.

Que provoque le retour en jours longs?

Nous avons réalisé souvent de tels retours qui se produisent d'ailleurs naturellement chaque année lorsque les jours s'allongent au printemps.

Dans tous les cas étudiés, même après un séjour prolongé en jours courts, le rétablissement des jours longs correspond simplement à la réapparition progressive des hampes de forme normale et à floraison abondante. Le processus se produit assez rapidement. Selon les cas, un mois à un mois et demi après le transfert en jours longs, il ne reste plus trace du traitement antérieur dans les nouvelles hampes.

Il importe de souligner qu'après le retour en jours longs, *on n'observe jamais le moindre phénomène morphologique qui rappellerait la préfloraison* (voir p. 43 et 44). La plante, en fleurs, n'a d'ailleurs pas cessé, en jours courts (même de 8 h), de faire de nouvelles tiges secondaires dressées à côté de ses stolons; les extrémités des dents de ses feuilles sont restées colorées en rouge, etc.; elle n'a pas perdu et elle ne perd à aucun moment son caractère sexué.

RÉSUMÉ

I. Une fois sexué, le fraisier des quatre-saisons ne cesse de fleurir. D'avril-mai à octobre-novembre, en plein champ, il forme constamment des hampes florales. Cependant les caractéristiques de ces hampes changent. On distingue deux périodes au cours de l'année :

a) *la première va du printemps jusqu'au mois d'août*. Elle correspond à l'augmentation du nombre de fleurs des hampes successives de même qu'à l'accroissement de leurs dimensions. La longueur du premier entrenœud devient particulièrement considérable, de sorte que le rapport entre la dimension du premier entrenœud et celles du pédoncule floral ou du pétiole de la feuille préflorale est

toujours grand, voisin de 3 à 4 unités. *Les hampes sont du type « d'août ».*

b) *la seconde va de la fin du mois d'août à novembre*. Elle correspond à la diminution du nombre de fleurs des hampes, au raccourcissement du premier entrenœud et à l'allongement persistant du pédoncule et du pétiole de la feuille préflorale. Durant cette période, le rapport entre les dimensions devient bas, voisin de l'unité. Les hampes sont *du type « d'automne ».*

II. *On peut obtenir expérimentalement le type des hampes « d'automne » en réduisant la durée des jours*. Ce traitement a des effets d'autant

plus marqués que la photopériode appliquée est plus courte.

En jours courts, le nombre de fleurs par hampe diminue; le premier entrenœud raccourcit, tandis que le pédoncule floral et le pétiole de la feuille principale s'allongent; le rapport entre les dimensions devient bas; il est souvent inférieur à l'unité, comme chez les hampes « d'automne ».

III. Cependant, l'application de jours courts, même de 8 h, et même après 5 mois, ne provoque pas le retour de la plante à l'état végétatif. *La plante sexuée reste sexuée.* Elle ne cesse pas de fleurir en jours courts, même si elle s'épuise trophiquement à la longue.

En d'autres termes, *il n'apparaît pas que les processus du développement ayant amené la mise à fleurs soient réversibles.*

D'ailleurs, le retour en jours longs d'une plante sexuée, cultivée en jours courts (où la floraison est déficiente), ne déclenche rien d'analogue aux changements de la préfloraison conduisant normalement, au cours du développement, de l'état végétatif à l'état sexué. Son seul effet est de permettre à nouveau l'expression normale d'une floraison qui n'a en fait jamais cessé.

IV. On est en présence d'une nouvelle phase physiologique : **la phase de vie sexuée**, qui, une fois acquise par le végétal, se révèle

définitivement fixée, même en conditions inadéquates.

★ ★ ★

Dans l'ensemble, le développement du fraisier des quatre-saisons, à partir du semis, présente dès lors trois phases physiologiques successives :

1. *une première phase*, de la germination jusqu'au seuil des premiers indices morphologiques de la préfloraison (15^e-17^e feuille). Durant cette phase, le fonctionnement physiologique de la plante est relativement insensible à la durée des jours : c'est la **phase de vie végétative**.

2. *une deuxième phase*, de la 15^e-17^e feuille jusqu'au déclenchement de la floraison. Le développement devient très sensible à la durée des jours : pour la progression du développement, la plante exige absolument des jours longs. C'est la **photophase** morphologiquement marquée par le cortège des changements de la préfloraison.

3. *une troisième phase*, au-delà du déclenchement de la floraison. C'est la **phase de vie sexuée**. La plante est encore sensible à la durée des jours, mais d'une manière originale, nouvelle : l'intensité de la floraison et la forme des hampes y est à peu près proportionnelle à la photopériode subie, sans que l'existence même de l'état sexué soit à aucun moment menacée.

CHAPITRE III

L'action des fluctuations journalières de la température sur le développement du fraisier

Les trois phases physiologiques principales qui s'échelonnent au cours du développement du fraisier, correspondent à des réactions différentes à la durée des jours et indiquent des fonctionnements distincts. Dans la culture normale, en plein air, ces fonctionnements se réalisent dans un régime de températures essentiellement changeant, tant au cours des saisons que de chaque journée.¹ Nous nous proposons d'étudier dans quelle mesure et de quelle manière les fluctuations journalières du régime des températures affectent les fonctionnements physiologiques aux diverses phases.

Il s'agit de voir si, au cours de son développement, le fraisier a constamment besoin, au même degré, du régime journalier normal ou s'il existe au contraire des périodes pendant lesquelles il devient particulièrement exigeant à l'égard des variations de la température ambiante.

1. Au printemps et en été, chaque jour, la température, relativement basse vers 4-5 h du matin, augmente jusqu'à un maximum situé peu après-midi; elle s'y maintient fluctuante pendant plusieurs heures, pour redescendre dans la soirée et au cours de la nuit. Les variations journalières se produisent toute l'année. Elles existent non seulement en plein air, mais aussi en serre; même une cave relativement isolée les présente à un degré plus ou moins marqué.

L'expérimentation dans ce domaine exige un contrôle difficile à réaliser.

En principe, il s'agit d'instituer des rythmes anormaux de température ambiante, tout en maintenant tous les facteurs du milieu tels qu'ils sont naturellement : durée du jour normale, qualité de la lumière naturelle, sol ordinaire, etc.

Depuis longtemps, les laboratoires utilisent des enceintes limitées où la température est contrôlée par un thermostat. Ces enceintes ont parfois un grand volume. Cependant, le contrôle de la température y introduit un cortège de modifications simultanées affectant beaucoup d'autres facteurs. C'est le cas de la lumière naturelle du soleil qui ne pénètre pas dans ces installations isolées de l'extérieur.

La réalisation de serres, à température contrôlée et accessibles au jour normal, n'a été réussie que récemment. A Liège, les efforts du Professeur BOUILLENNE ont abouti à créer un appareillage délicat dans lequel le plein soleil de l'été peut pénétrer, bien que la température soit maintenue au niveau décidé par l'expérimentateur. Un tel appareillage a reçu le nom de « phytotron ».¹

1. On en trouvera la description dans R. et M. BOUILLENNE « Le Phytotron de l'Institut Botanique de l'Université de Liège », 1951.

Il importe de remarquer qu'un phytotron ne contrôle pas la température seule. Il existe en effet une relation étroite entre la quantité d'eau contenue dans l'air (son degré d'humidité) et la température. Les commandes règlent à la fois et parallèlement les deux facteurs.

Les conditions de nos expériences, réalisées à Liège, sont les suivantes :

1) la température ambiante et l'humidité de l'air sont contrôlées. La température est maintenue à 20 °C constants, l'humidité de l'air à 80 %.

2) les plantes reçoivent la lumière du jour, y compris le plein soleil.

3) elles reçoivent la durée normale du jour qu'on peut raccourcir par l'usage de chambres noires maintenues à la même température et au même degré d'humidité que la serre.

4) les plantes sont cultivées dans des pots. Dans nos essais, la terre est un mélange identique à celui utilisé en plein air : terre de jardin et fumier consommé dans la proportion de 2/1.

A l'extérieur du phytotron, les plantes témoins reçoivent une lumière de même qualité, les mêmes variations d'intensité lumineuse journalière, les mêmes coups de soleil, les mêmes périodes d'obscurcissement par les nuages, la même durée de jours. Elles sont cultivées dans les mêmes pots et dans la même terre. Elles ne diffèrent des plantes introduites dans l'appareil que pour la température ambiante et l'humidité atmosphérique. Il est ainsi possible de se rendre compte de l'incidence de ces facteurs seuls sur le déroulement des processus qui, de la graine, conduisent à la fleur.

Nous avons étudié d'abord, dans le phytotron, les effets de la température et de l'humidité au cours du développement dans son ensemble, de la germination jusqu'au déclenchement de la floraison. Nous avons réalisé, dans certaines expériences, une température anormale, maintenue constante jour et nuit; et dans d'autres expériences, nous avons créé des conditions de variations journalières aberrantes, différentes de celles que subissent en même temps les témoins en plein air.

Ensuite, nous avons fait la même étude sur des plantes en fleurs.

I. LES EFFETS D'UN RÉGIME JOURNALIER DE TEMPÉRATURE ET D'HUMIDITÉ ANORMALES DURANT LE DÉVELOPPEMENT DU FRAISIER, DE LA GERMINATION AU DÉCLANCHEMENT DE LA FLORAISON

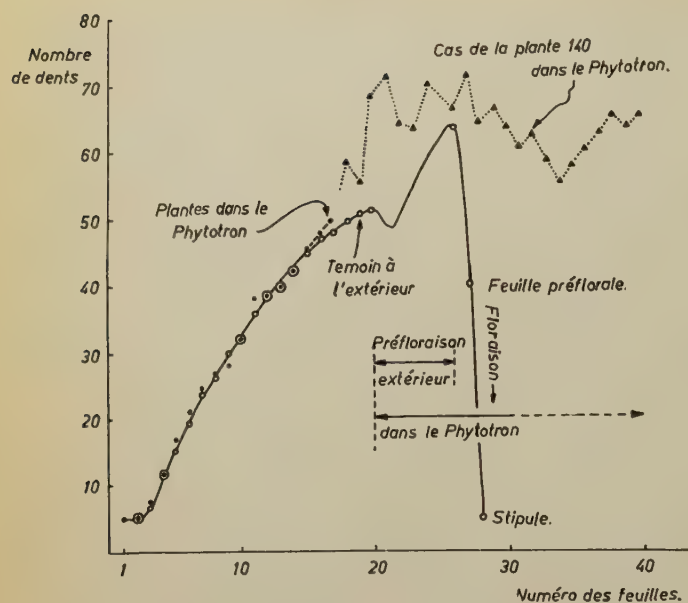
1. Application d'une température constante de 20 °C, à 80 % d'humidité.

On sème, en mai, deux séries de plantes : d'une part, dans la serre du phytotron et d'autre part, à l'extérieur. La levée du semis se produit d'une façon identique de part et d'autre, un peu plus tôt dans le phytotron. D'abord les cotylédons s'étalent; puis les feuilles croissent les unes après les autres.

Au début, et pendant longtemps, rien ne permet de distinguer la série élevée au phytotron de celle subissant le milieu extérieur. Les

feuilles successives se correspondent avec des formes identiques; la différence entre les moyennes du nombre de dents des deux séries pour une même feuille est toujours minime (diagr. 9). Souvent, les chiffres se recouvrent totalement; il en est ainsi, par exemple, à la 10^e feuille, aux environs de laquelle se produit de part et d'autre la poussée des premiers stolons, dans le phytotron comme à l'extérieur.

Cette situation dure plus de deux mois, du semis jusqu'au-delà de la 15^e feuille. Durant cette période, le développement paraît insen-



Diagr. 9. — Evolution comparée de la forme des feuilles successives (nombre de dents), en plein air, à température variable, et dans le phytotron, à 20 °C constants. Une différence se marque à partir de la préfloraison qui s'éternise souvent lorsque la température est maintenue constante à 20 °C (cas de la plante 140).

sible à la température : la plante s'approche de la floraison aussi vite dans le phytotron qu'à l'extérieur.

Cependant, aux environs de la 15^e-17^e feuille, des différences apparaissent; une seconde période est en vue, cette fois sensible à la température.

A partir de ce niveau, le rythme de l'augmentation du nombre de dents des témoins cultivés à l'extérieur tend à ralentir légèrement autour d'une cinquantaine de dents, tandis qu'on assiste, chez ces plantes, au déclenchement de la préfloraison, aboutissant, en 5 à 10 feuilles, à la mise à fleurs (entre la 23^e et la 25^e feuille).

Par contre, dans le phytotron, à 20 °C constants, les choses se passent autrement. On observe d'abord que le nombre de dents continue à augmenter; à la 20^e feuille, par

exemple, on atteint 60 dents en moyenne. Souvent, les nouvelles feuilles, très dentées, présentent un rougissement excessif des jeunes limbes, suivi d'un verdissement intense au cours de l'étalement. C'est le début de la préfloraison : elle va se présenter avec des modalités qu'on ne trouve pas à l'extérieur, dans la normale.

Les nouveaux limbes continuent à porter de plus en plus de dents; le niveau dentaire monte jusqu'à 70-80 dents.

Souvent, les limbes étalés restent atrophiés à l'extrémité de leurs folioles, surtout du foliole médian (fig. 10); à cet endroit, les dents, très petites, presque indiscernables, sont serrées les unes contre les autres; la zone qui les entoure (A) est vert-pâle.

Notons que ces phénomènes curieux et très nets se produisent alors que les plantes sont en parfaite santé,

absolument exemptes de maladies. Nous avons essayé divers moyens de culture pour les éviter : repotage avant leur apparition, aspersion d'eau sur les limbes en croissance, etc., sans y parvenir. C'est une règle : dès que la plante, en température constante de 20 °C dans le phytotron, s'approche de la 20^e-23^e feuille (et parfois au-delà) les déformations des limbes se produisent.

Ces déformations affectent deux ou trois feuilles successives, parfois plus encore. C'est seulement lorsqu'elles disparaissent que la croissance des tiges dressées secondaires s'amorce, accompagnée, comme dans la normale, du rougissement d'une plage définie des dents des feuilles adultes et de la stabilisation de leur forme.

On enregistre alors une particularité rare à l'extérieur : une ou plusieurs feuilles pré-

sentent des folioles surnuméraires insérés sur le pétiole, tandis que la mise à fleurs se fait attendre. Nous représentons quelques-uns de ces folioles sur la figure 10. Dans certains cas, il s'agit de simples appendices, sortes de bractées extrêmement réduites. Dans d'autres cas, au contraire, on trouve de véritables « limbes » munis d'un pétiole et pouvant compter jusqu'à une dizaine de dents. Parfois le « limbe » se replie en un cornet. Ces diverses

formations s'insèrent toutes sur le tiers supérieur du pétiole (généralement à la base du tiers supérieur), toujours sur sa face concave

TABLEAU IX

Moment de la première floraison des fraisiers, en jours longs naturels, dans le phytotron (20 °C constants), exprimé par le nombre de feuilles de la tige depuis le semis jusqu'à la feuille préflorale.

(Début de la floraison : plante 133, le 10 juin 1951.)

En gras : cas où la plante a fait plus de 26 feuilles avant de fleurir.

N° d'ordre	Nombre de feuilles
121	32
122	24
123	<i>pas fleuri à la 29^e f.</i>
124	34
125	25
126	29
127	31
128	29
129	24
130	23
131	27
132	29
133	23
134	26
135	27
136	29
137	23
138	33
139	31
140	<i>pas fleuri à la 34^e f.</i>
141	23
142	25
143	28
144	29



Fig. 10. — Atrophie des extrémités des folioles, et folioles supplémentaires insérés le long du pétiole au moment de la préfloraison dans le phytotron à 20 °C constants.

1, 2 et 3 : aspect de l'atrophie foliolaire; en A, la zone vert-pâle.

4, 5, 6, 7 et 8 : diverses formes de folioles supplémentaires.

6a et 6b : foliole supplémentaire en forme de « cornet », de côté et de face.

1 et 9 : disposition des folioles supplémentaires le long du pétiole; on voit en (9) qu'ils s'insèrent sur 2 bourrelets du pétiole (a) et (b), sur la face tournée vers l'axe de la tige.

— c'est-à-dire la face interne, tournée vers l'axe de la tige — sur les bombements latéraux (a) et (b). Parfois, le pétiole est muni d'un seul appendice, mais souvent, il y en a deux, soit au même niveau, soit à des niveaux légèrement différents. La fréquence de ces organes spéciaux est très élevée. On n'en trouve jamais avant la préfloraison, par exemple avant la 20^e feuille; ni après, lorsque la floraison a commencé. Il s'agit d'un caractère qui s'ajoute aux transformations morphologiques normales de la préfloraison, et qui paraît lié, dans le phytotron à 20 °C constants, à la persistance de l'état préfloral.

Les feuilles qui présentent des folioles surnuméraires le long du pétiole peuvent être assez nombreuses. Il y en a parfois 3 ou 4 à la suite l'une de l'autre. Leur disparition, au terme de la longue période de préfloraison, correspond enfin à la sexualisation des fraisiers.

Le tableau IX donne le nombre de feuilles comptées le long de la tige principale, dans le phytotron, du semis à la floraison, la dernière feuille étant — comme nous le savons — la feuille préflorale. Dans 9 cas seulement, sur les 24 plantes examinées, la floraison s'est produite avant la 26^e feuille, comme chez les plantes en plein air. Dans les 15 autres cas, elle a eu lieu plus tard, après la 26^e feuille. Dans un cas, elle ne s'est pas encore produite à la 34^e feuille (plante n° 140). Nous donnons sur le diagramme 9 la fluctuation du nombre de dents dans ce cas isolé.

Le retard de la floraison tient au fait que la préfloraison se prolonge outre mesure.

★ ★ ★

On voit que :

1. La constance de la température à 20 °C provoque un retard dans le passage à l'état sexué : dans le phytotron, les plantes ont quelque difficulté à fleurir par rapport au témoin à l'extérieur.

2. Le retard trouve son origine dans le comportement des fraisiers après qu'ils ont

fait leur 15^e-17^e feuille. Avant ce niveau, la température constante n'a pas d'effet.

Visiblement, on est en présence de deux périodes distinctes par les réactions à la température ambiante :

a) la première, de la germination à la 16^e feuille, est caractérisée par un fonctionnement qui s'adapte parfaitement à la modification apportée au régime des températures.

b) la seconde, à partir de la 15^e-17^e feuille, puis durant toute la préfloraison, est caractérisée par un fonctionnement que la constance de la température à 20 °C trouble dans une certaine mesure.

2. Application de variations journalières anormales de la température.

Nous venons de montrer que des processus physiologiques se déroulant à la préfloraison sont gênés, en jours longs, par les conditions de température constante (20 °C) et d'humidité (80 %) instituées dans le phytotron.

La constance à 20 °C, jour après jour, est un régime tout à fait anormal. Ainsi fixée, la température est trop élevée durant la majeure partie de la nuit, et trop basse durant la majeure partie du jour.¹ Les conditions anormales de la nuit sont, aussi bien que les conditions anormales du jour, susceptibles d'actions néfastes.

Nous avons cherché à mesurer séparément les effets des températures de jour et de nuit, et nous avons réalisé des régimes dans lesquels la nuit seule, ou au contraire le jour seul, est anormal.

Nous utilisons deux catégories de températures : d'une part, la température fixée à 20 °C constants du phytotron — ici le contrôle est strict; et d'autre part, la température de

1. En été, au moment où se situe normalement la préfloraison des fraisiers de semis, la température du plein air tombe jusqu'à une dizaine de degrés durant la nuit, tandis qu'elle peut s'élever jusqu'à 25-30 °C durant le jour.

l'extérieur, telle qu'on la trouve en été dans une couche ordinaire non chauffée. Une nuit normale est obtenue par le transfert à l'extérieur, dans la couche, du coucher du soleil au lever. Un jour normal est obtenu par la manœuvre inverse. D'autres combinaisons sont réalisées en passant, pendant quelques heures seulement, à tel ou tel moment du jour ou de la nuit, soit sous la couche à l'extérieur, soit dans le phytotron à 20 °C constants.

Les rythmes expérimentés échappent à un contrôle strict dans la mesure où la température extérieure est utilisée; mais les variations journalières de cette dernière, sous couche, sont enregistrées et suffisamment constantes pour qu'il soit possible d'interpréter les effets obtenus : sous couche, en été, la température atteint chaque jour, vers 12 h, 25 à 30° C et au-delà; la nuit, elle descend jusqu'à 10 à 15 °C.

L'enregistrement des variations est réalisé chaque jour, pendant toute la durée des expériences.

PREMIÈRE EXPÉRIENCE

Les effets d'une température de 20 °C donnée séparément soit de jour, soit de nuit.

Un semis est effectué à la date normale, début mai. Lorsque les deux premières feuilles sont étalées, on fait 4 séries de 100 plantes :

1. Une série *témoin* cultivée sous couche, à l'extérieur : *la température est fluctuante, élevée de jour (plus de 20 °C) et basse de nuit (moins de 20 °C).*

2. Une série cultivée dans le phytotron à 20 °C constants jour et nuit, 80 % d'humidité de l'atmosphère : *la température est anormale aussi bien le jour que la nuit*; par rapport au témoin, le jour, elle est trop basse, et la nuit, trop élevée.

3. Une série séjournant la nuit en couche, le jour au phytotron : *la température est normale la nuit, mais anormale le jour* (trop basse relativement au témoin).

4. Une série séjournant la nuit au phytotron, le jour à l'extérieur : *la température est normale le jour, mais anormale la nuit* (trop élevée relativement au témoin).

Les plantes sont étudiées du semis à la floraison. Toutes les conditions sont pareilles, sauf le régime de la température et de l'humidité.

Remarquons que, dans la série (3), où la nuit se passe sous couche et le jour dans le phytotron, la température ne dépasse jamais 20 °C; c'est un « régime froid » : nuit naturellement froide, jour artificiellement frais (20 °C). Au contraire, dans la série (4) où la nuit se passe dans le phytotron et le jour sous couche, la température n'est jamais inférieure à 20 °C; c'est un « régime chaud » : nuit artificiellement chaude, jour naturellement chaud.

Au départ, les séries ne se distinguent en rien, si ce n'est dans la coloration verte, légèrement différente, des feuilles. Les plantes ont la même vigueur, la même taille; les feuilles se suivent au même rythme, et celles qui se correspondent ont approximativement les mêmes formes. Vers la 10^e feuille, on voit apparaître, à peu près en même temps, les premiers stolons. Le niveau d'une cinquantaine de dents est atteint simultanément dans les 4 séries.

Mais à partir de ce moment, la plante devient sensible à la température; on pénètre dans l'étape de préfloraison. La série témoin (1), dans la couche, prend de l'avance. Les trois autres séries (2), (3) et (4) présentent toutes les particularités que nous avons déjà rencontrées plus haut : atrophie des extrémités des limbes, puis présence de quelques folioles supplémentaires le long des pétioles; parallèlement, la préfloraison s'éternise; le nombre de dents fluctue largement entre 60-70 unités chez la plupart des individus.

Tandis que la série témoin (1) fleurit, les trois autres accusent un retard. Le tableau X donne une idée de ce retard; on y trouve la quantité de hampes présentes sur 100 plantes de chaque série au moment où, au début

TABLEAU X

Effet de la température de jour et de nuit sur la floraison des fraisiers.

(On exprime le passage plus ou moins rapide à l'état sexué par la quantité de hampes présentes sur 100 plantes en expérience, au 4 septembre 1952; le semis a été réalisé en mai 1952.)

	Jour normal « CHAUD »	Jour anormal « FROID » (20 °C)
Nuit normale « FROIDE »	Série 1. 102,0	Série 3. 41,5
Nuit anormale « CHAUDE » (20 °C)	Série 4. 33,0	Série 2. 59,0

septembre, tous les témoins de la série (1) ont commencé à fleurir. La série témoin présente 102 hampes, mais 59 hampes seulement sont présentes à température constante dans le phytotron (série 2); il y a 41 hampes lorsque la nuit se passe sous couche et le jour dans le phytotron (série 3); et 33, lorsque la nuit se passe dans le phytotron et le jour sous couche (série 4).

Ainsi, pour obtenir un retard dans la floraison, il n'est pas nécessaire de maintenir la plante jour et nuit dans le phytotron à 20 °C : le maintien durant la nuit seule, où le jour seul, suffit. L'effet est même plus net dans ces deux derniers cas.

Autrement dit, il apparaît que, pour accomplir normalement sa préfloraison, la plante n'accepte, ni un régime constamment « froid » (de jour et de nuit, série 3), ni un régime constamment « chaud » (série 4), ni un régime

« chaud » de nuit et « froid » de jour (série 2) : elle demande le régime à la fois froid de nuit et chaud de jour (série 1), que lui fournissent précisément les conditions de l'extérieur, sous couche. Nous rencontrons ici un effet analogue à celui signalé dans la littérature sous le nom d'« action de la night temperature » ou de « thermopériodisme ».

DEUXIÈME EXPÉRIENCE

Les effets d'un séjour de 4 heures dans le phytotron (20 °C; humidité 80 %) à différents moments de la journée.

La plante a besoin à la fois d'une journée chaude et d'une nuit froide pour accomplir sa préfloraison et arriver à fleurir. Si une partie de ces conditions n'est pas remplie, les processus de la préfloraison sont ralentis, et la floraison est retardée.

La question se pose maintenant de savoir si la température normale de l'extérieur, sous couche, est nécessaire à tous les instants du jour et de la nuit.

Nous répondons à cette question par l'expérience suivante : nous cultivons dans les conditions normales, sous couche, à l'extérieur (température basse la nuit, élevée le jour), et nous appliquons les 20 °C du phytotron pendant un temps court (4 h) à divers moments. Pour des raisons d'ordre technique et de service, il nous a évidemment été impossible de réaliser pendant la nuit de tels changements de température qui ne pouvaient se faire que manuellement. Nous avons dû nous limiter à expérimenter durant le jour.

Les plantes sont semées en mai, comme d'ordinaire, et après la croissance de la 2^e feuille, on fait les 5 séries suivantes comportant 40 plantes chacune :

Série (1) : Les plantes séjournent, chaque jour, au phytotron, de 8 heures du matin à 12 heures.

Série (2) : Elles y séjournent de 10 à 14 heures.

Série (3) : Elles y séjournent de 12 à 16 heures.

Série (4) : Elles y séjournent, plus longtemps, pendant une période couvrant les 3 précédentes : de 8 à 16 heures.

Série (5) : Les plantes sont cultivées constamment à l'extérieur : série témoin.

La culture a lieu selon la technique ordinaire jusqu'à la floraison.

Les 5 séries sont au départ identiques. Elles le restent jusqu'au moment de la préfloraison. A ce moment, la série témoin subit les transformations caractéristiques, aboutissant à la floraison vers la 23^e-26^e feuille. Les 4 autres séries présentent toutes, à un degré plus ou moins prononcé, les caractères que nous avons décrits chez les plantes cultivées constamment dans le phytotron : malformation des extrémités des folioles, folioles supplémentaires le long du pétiole. Ces caractères correspondent à un retard plus ou moins marqué de la floraison.

Le retard peut être exprimé par le nombre de hampes florales trouvées dans les 4 séries au moment où toutes les plantes du témoin ont fleuri (tableau XI). La série la plus en retard est la série (2) (24,7 hampes florales pour 100 plantes); puis vient la série (4) (41,5 hampes florales); puis la série (1) (49,8 hampes florales), puis enfin la série (3) (72,4 hampes florales).

La comparaison des séries (1), (2) et (3) indique que, lorsque la nuit est froide, il est bien plus nuisible pour la floraison de donner les conditions du phytotron de 10 à 14 h, que de 8 à 12 h, et surtout que de 12 à 16 h. C'est donc entre 10 et 14 h que la plante a le plus besoin de l'élévation de la température telle qu'elle se présente normalement durant le jour à l'extérieur. Elle a relativement moins besoin des conditions normales le matin, et moins encore l'après-midi.

Remarquons que, dans la série (4), où les conditions du phytotron (20 °C) sont données constamment de 8 à 16 h, l'effet nuisible sur la floraison est moins marqué que dans la

TABLEAU XI

Effet de la température donnée au cours de la journée sur le passage à l'état sexué : les fraisiers sont cultivés à l'extérieur, et une température de 20 °C est appliquée de jour à différents moments ; la nuit est normale.

(On exprime le passage plus ou moins rapide à l'état sexué comme dans le tableau X.)

N° des séries	Régime des températures dans la journée	Nombre de hampes florales par 100 plantes le 4 septembre 1952
1	Température de 20 °C « FROIDE »	49,8
2		24,7
3		72,4
4	Température de 20 °C « FROIDE » de 8 à 16 h	41,5
5	Témoin à la température normale de la couche « CHAUDE » dans la journée	102,0

série (2) où les 20 °C sont fournis de 10 à 14 h seulement. On trouve 41,5 hampes florales en (4) quand il n'y en a que 24,7 en (2)!

Le résultat est paradoxal : l'effet de 20 °C donnés durant 4 heures autour de midi paraît se diluer lorsqu'on étend le traitement plus loin dans la matinée et dans l'après-midi, de manière à couvrir 8 heures entières... De fait, la série (4) réalise une sorte de moyenne entre les séries (1) (2) et (3),

$$\frac{(49,8 + 24,7 + 72,4)}{3} = 49,1$$

comme s'il y avait interaction entre les périodes d'une même journée – la prolongation des 20 °C dans la matinée et l'après-midi corrigeant en quelque sorte la nocivité du séjour à cette température de 10 à 14 h.

TROISIÈME EXPÉRIENCE

Les effets d'un séjour de 4 h sous couche à différents moments de la journée.

La première expérience montre que le fraisier demande, pour fleurir, une température froide pendant la nuit et chaude pendant le jour, et la seconde prouve que, lorsque la nuit est froide, l'exigence d'un jour chaud est particulièrement forte entre 10 et 14 h.

La troisième expérience réalise à peu près le symétrique de la seconde. Nous nous proposons d'étudier l'action d'élévations diurnes de la température, données à trois moments différents, en liaison, non plus avec une nuit froide, mais au contraire avec une nuit maintenue artificiellement chaude, dans le phytotron à 20 °C.

Nous procédons comme suit :

Des fraisiers sont semés au début de mai dans le phytotron. Lorsqu'ils ont 2 feuilles, on réalise 6 séries de 40 plantes chacune :

1^e série : les plantes séjournent à l'extérieur sous couche de 8 à 12 h. Le reste du temps dans le phytotron à 20 °C.

2^e série : les plantes séjournent à l'extérieur sous couche de 10 à 14 h.; le reste du temps dans le phytotron à 20 °C.

3^e série : les plantes séjournent à l'extérieur sous couche, de 12 à 16 h; le reste du temps dans le phytotron à 20 °C.

4^e série : les plantes séjournent plus longtemps sous couche à l'extérieur : de 8 à 16 h; le reste du temps dans le phytotron à 20 °C.

5^e série : les plantes séjournent constamment dans le phytotron à 20 °C; c'est la série témoin (phytotron).

Une 6^e série est cultivée sous couche, à l'extérieur; c'est la série témoin (extérieure).

Dans cette disposition expérimentale, les quatre premières séries reçoivent un régime dont la température ne s'abaisse jamais en dessous de 20 °C. C'est un régime « chaud » : pendant la nuit, 20 °C; pendant le jour, plus de 20 °C à diverses périodes diurnes, différentes d'une série à l'autre.

Nous savons, par la première expérience, qu'un tel régime « chaud » est nuisible à la floraison, et qu'en nuit maintenue artificiellement chaude (20 °C), l'élévation de la température durant le jour est, non pas favorable, mais nuisible au déclenchement de la floraison des fraisiers.

Dans ces conditions, la question est posée de savoir à quel moment de la journée l'élévation de la température est la moins nuisible.

Comme pour les deux expériences précédentes, les séries ne se différencient qu'à la préfloraison. Celle-ci dure plus ou moins longtemps, ce qui s'exprime dans le nombre de hampes florales par 100 plantes des diverses séries, au moment où les plantes témoins, constamment à l'extérieur, ont toutes fleuri une fois (tableau XII). A ce moment, les plantes constamment en phytotron (série 5) sont en avance sur celles qui subissent de 8 à 16 h, un jour normal chaud associé à la nuit anormale, artificiellement chaude du phytotron; ce résultat est celui de la première expérience : le jour normal, naturellement chaud, est nuisible lorsqu'il est associé à une nuit chaude.

Cependant, la considération des séries (1), (2) et (3) montre que lorsqu'on la donne pendant des périodes diurnes de 4 h, la température normale chaude n'est pas toujours

TABLEAU XII

Effet de la température donnée au cours de la journée sur le passage à l'état sexué : les fraisières sont cultivées dans le phytotron à 20 °C et une température normale, « chaude », est appliquée de jour à différents moments ; la nuit se passe à 20 °C.

(On exprime le passage plus ou moins rapide à l'état sexué comme dans les tableaux X et XI.)

N° des séries	Régime des températures dans la journée	Nombre de hampes florales par 100 plantes le 4 septembre 1952
1	Température normale « CHAUDE »	25,0
2		58,0
3		17,0
4	Température normale « CHAUDE » de 8 à 16 h	33,0
5	Témoin constamment à la température de 20 °C, dans le phytotron	59,0
6	Témoin constamment à la température normale de la couche	102,0

néfaste. C'est notamment le cas lorsqu'elle est donnée entre 10 et 14 h : dans la série (2), les plantes fleurissent en même temps que dans la série témoin (5) qui reste constamment dans le phytotron. La série (2) fleurit plus tôt que la série (4) où la température normale « chaude » est donnée durant tout le jour de 8 h à 16 h ; et beaucoup plus tôt que dans les séries (1) et (3) où la température normale est donnée de 8 à 12 h et de 12 à 16 h. Ces deux séries sont les plus défavorisées.

Il est intéressant de constater que la série (4), où la température normale « chaude » est donnée de 8 à 16 h, réalise une sorte de moyenne entre les séries (1), (2) et (3) où cette température est fournie pendant 4 h, le matin, à midi ou l'après-midi. On trouve très exactement que $\frac{(25 + 58 + 17)}{3} = 33$, chiffre

qui représente la série (4). Le fait d'étendre le séjour à l'extérieur, sous couche, sur l'ensemble des trois périodes de 4 h *corrige* en quelque sorte l'effet d'une période par l'effet de l'autre. Il y a visiblement des interactions entre les processus se déroulant aux diverses périodes du jour, ce que nous indiquaient déjà les deux premières expériences.

* * *

L'utilisation de variations journalières anormales de la température permet de préciser les propriétés du fraisier à l'égard de ce facteur :

I. Il est démontré que la sensibilité à la température dans la préfloraison est telle qu'un *changement artificiel de régime pendant quatre heures seulement est parfaitement ressenti.*

II. Il apparaît que les exigences du végétal se présentent comme suit :

1) Pour accomplir sa préfloraison et passer à l'état sexué dans les délais normaux, *la plante demande à la fois une nuit froide et un jour chaud*. Une température élevée la nuit, aussi bien qu'une température basse de jour est nuisible.

2) Lorsque la nuit est froide, *c'est surtout entre 12 et 14 h que la température doit être élevée*, tout au moins dans les conditions de photopériodes longues utilisées.

De même inversement, lorsque la nuit est chaude, c'est encore entre 12 et 14 h que la plante supporte le mieux l'élévation diurne de la température ambiante.

III. Enfin, on observe des interactions entre les processus physiologiques se déroulant aux différents moments de la journée et de la nuit en relation avec la température ambiante.

Ainsi, un jour chaud est favorable au déclenchement de la mise à fleur si la nuit est parallèlement froide, mais il est défavorable si la nuit est elle-même chaude. De même, ce qui se produit dans la journée à un moment donné paraît pouvoir être corrigé par ce qui se passe à un autre moment.

Dans nos expériences, *les effets d'un régime de variations journalières des températures résultent – non pas des conditions régnant à un instant unique, isolé, de la journée – mais de l'ensemble du régime considéré comme un tout*.

II. LES EFFETS D'UN RÉGIME JOURNALIER DE TEMPÉRATURE ET D'HUMIDITÉ ANORMALES SUR LA FLORAISON DE LA PLANTE SEXUÉE

Les expériences précédentes montrent que les variations journalières normales de la température, froide de nuit, chaude de jour, sont favorables au développement des fraisiers, surtout au moment du passage de la préfloraison à la floraison. On peut évidemment penser que ces variations sont également utiles pendant la floraison elle-même.

Nous avons procédé de deux manières. D'une part, nous avons cultivé des plantes à partir du semis à la température du phytotron, à 20 °C constants, 80 % d'humidité; la floraison se déclenche dans ces conditions avec un certain retard, et on étudie ensuite ses caractéristiques. D'autre part, nous avons cultivé des plantes dans les conditions de la température variable normale du plein air jusqu'à la floraison, et nous avons appliqué la température constante du phytotron après la floraison, la plante étant sexuée depuis un certain temps. Dans ce dernier cas, le passage à 20 °C, provoque quelques changements. En deux mois environ, les plantes transférées deviennent identiques à celles cultivées dans

le phytotron depuis le semis et qui y fleurissent.

L'aspect des plantes en fleurs, à 20 °C constants, est quelque peu original, surtout par les dimensions des hampes florales et le nombre de leurs fleurs, ainsi que par quelques autres caractéristiques, comme les dimensions des limbes, la vigueur générale, la couleur, etc.

Voyons d'abord ce qui concerne les hampes florales.

On n'obtient jamais dans le phytotron, même en août, des hampes aussi grandes qu'en plein air. Le tableau XIII A donne les valeurs moyennes observées, le 10 juillet. Le premier entrenœud mesure environ 10 cm : c'est un maximum qui n'est dépassé en aucun cas. La longueur du pédoncule floral et du pétiole de la feuille préflorale sont également réduites, respectivement 2,5 et 1,0 cm dans le phytotron, contre 3,8 cm et 2,2 cm en juillet à l'extérieur.

Les rapports entre la longueur du premier entrenœud et celles du pédoncule floral ou du pétiole sont remarquablement élevés et

TABLEAU XIII

Comparaison entre les caractéristiques des hampes florales dans le phytotron à 20 °C constants d'une part, et à l'air libre, en température variable, d'autre part (en juillet).
(Moyenne sur 100 hampes.)

A. DIMENSIONS DES HAMPE						
	Longueur du 1 ^{er} entrenœud de l'axe primaire (en cm)	Longueur du pédoncule floral primaire (en cm)	Longueur du pétiole de la feuille préflorale (en cm)	Rapport		
				Long. 1 ^{er} entrenœud Long. du pédoncule	Long. 1 ^{er} entrenœud Long. du pétiole	
A 20 °C constants dans le phytotron	9,4	2,5	1,0	3,76		9,40
En plein champ	10,7	3,8	2,2	2,81		4,86
B. NOMBRE ET RÉPARTITION DES FLEURS						
	Nombre de fleurs moyen au bourgeon aisselier de la feuille préflorale		Nombre de fleurs moyen au bourgeon du 2 ^e nœud (éventuel) de l'axe primaire		Fleur terminale	
	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total	en valeur absolue	en % du total
A 20 °C constants dans le phytotron	2,5	65,7	0,3	8,0	1,0	26,3
En plein champ	6,1	82,3	0,3	4,0	1,0	13,7
					3,8	100
					7,4	100

dépassent nettement la normale. Il s'agit du phénomène inverse de celui observé en jours courts, où les rapports deviennent régulièrement bas, inférieurs à l'unité. A cet égard, l'effet de la température constante est absolument distinct de celui des jours courts.

A considérer les dimensions, il pourrait paraître à première vue, qu'en température constante, la floraison soit normale. Le décompte du nombre de fleurs contredit cette indication (tableau XIII B). En durée du jour longue, identique de part et d'autre, et en qualité de la lumière équivalente, il y a beaucoup moins de fleurs dans le phytotron que dans les conditions normales.

En fait, on trouve, en jours longs, dans le phytotron, à 20 °C constants et à 80 % d'humidité atmosphérique, approximativement le même nombre de fleurs qu'en 8 h de jour à l'extérieur après 2 mois de traitement : environ 4 fleurs. Comme en 8 h, c'est le bourgeon situé à l'aisselle de la feuille préflorale qui est floralement déficient. Il fournit seulement 65 % des fleurs totales (voir le tableau XIII B).

Cependant, on ne constate pas de retour à un état végétatif. Le premier nœud donne *toujours* des fleurs; c'est le nombre de ces fleurs qui diminue.

Le 2^e nœud a en moyenne le nombre de fleurs normal, et la fleur terminale est évidemment présente dans tous les cas.

A ces caractères des hampes, il faut ajouter que le nombre de hampes par plante diminue. A l'état normal, en plein air, chaque tige secondaire dressée d'une plante sexuée fait en moyenne 4 ou 5 feuilles, avant de porter la hampe florale qui la termine. Dans le phytotron, chaque tige secondaire dressée fait toujours plus de 5 feuilles avant de porter cette hampe. On en trouve souvent 7, 8 ou parfois 9, voire un nombre supérieur. La fréquence des hampes en est réduite d'autant. A chaque instant, même en pleine floraison, il n'y a pas plus de 4-5 hampes par plante dans le phytotron; alors qu'en plein air, on peut en compter plus d'une dizaine.

La température constante du phytotron provoque en outre des déformations de fleurs consistant notamment, comme c'est le cas en



Fig. 11. — (1) Déformation en lame bífide des sépales des fleurs qui se forment dans le phytotron à 20 °C constants; à comparer avec la fleur normale (2). (3) Tige secondaire, d'aspect intermédiaire entre le stolon et la tige dressée normale, telle qu'on en rencontre chez les fraisiers en fleurs dans le phytotron (20 °C constants).

jours courts, en la formation de sépales foliacés. Ces sépales anormaux sont moins fréquents qu'en jours courts; il est rare qu'il y en ait plus d'un ou deux par périanthe. La figure 11-1 présente l'aspect ordinairement trouvé : l'un des sépales s'allonge en une lame souvent bifide portant dans quelques cas un mince ligule séparé.

Les conditions du phytotron n'agissent pas seulement sur les particularités des hampes florales. On note d'une façon générale une certaine faiblesse des plantes, qui se ramifient peu et dont le système racinaire est affaibli. Il est courant de rencontrer des tiges secondaires dont l'aspect est intermédiaire entre celui d'un stolon et celui d'une tige dressée; le premier entrenœud de ces tiges s'allonge et se couche sur le sol (fig. 11-3). Toutes les feuilles de la plante sont petites, bien que leur dentelure soit normale. Elles sont toutes pâles et la pâleur n'est pas corrigée par la pratique du rempotage.

Ces divers caractères (dimensions des hampes florales et nombre de leurs fleurs, fréquence des hampes, forme des fleurs, vigueur des plantes, etc.) persistent aussi longtemps que les plantes sexuées restent dans le phytotron en jours longs. Les plantes demeurent pareilles à elles-mêmes, ne cessant de fleurir à un rythme lent durant des années.

* * *

Ainsi, chez les plantes en fleurs, une température constante à 20 °C, à 80 % d'humidité de l'air, *contrarie quelque peu l'expression normale de la floraison*, telle qu'on l'observe en température variable de plein air.

On constate la réduction du nombre de fleurs par hampe et des changements de dimensions.

Cependant, la floraison continue : la vie sexuée se maintient.

RÉSUMÉ

I. Il est possible de mettre en évidence, chez le fraisier des quatre-saisons, une sensibilité du végétal à l'égard des fluctuations journalières de la température.

II. Pour se développer et arriver à fleurir normalement, le fraisier demande à la fois un jour où la température s'élève (par exemple jusqu'à 25 à 30 °C) et qui soit chaud, et une nuit où la température s'abaisse (par exemple jusqu'à 10 à 15 °C) et qui soit froide. Une nuit relativement trop chaude (20 °C) ou un jour relativement trop froid (20 °C constants), tels qu'on peut les obtenir dans le phytotron de Liège, retardent la mise à fleur et nuisent à la floraison.

III. La sensibilité de la plante aux fluctuations de la température ambiante est telle qu'une modification de courte durée (4 h) pendant le jour, a des effets parfaitement notables. A cet égard, on peut montrer que le fraisier

ressent particulièrement la température qu'on lui fournit entre 10 et 14 h; à ce moment, son développement normal à la préfloraison est très affecté par un abaissement de la température à 20 °C.

IV. Les effets observés conduisent à admettre qu'il existe des interactions entre les processus physiologiques se déroulant aux différents moments de la journée et de la nuit en rapport avec la température ambiante. Il apparaît qu'on ne peut déterminer une fois pour toutes les conséquences de l'application d'une température froide ou chaude, à tel ou tel moment (par exemple le jour); ces conséquences dépendent pour une très large part des températures qui sont données aux autres moments. Dès lors, les conditions régnant à un instant donné doivent être envisagées dans le cadre du régime thermique complet, considéré comme un tout.

V. Le fraisier réagit différemment selon les étapes de son développement à l'introduction d'un régime anormal de température journalière :

- il y a, après la germination jusqu'à la 15^e-17^e feuille, une étape d'indifférence;
- puis, entre la 15^e-17^e feuille et le déclenchement de la floraison, une étape de grande sensibilité;
- enfin, après la floraison, une étape d'indifférence relative; on y constate simplement un affaiblissement de l'intensité de la floraison qui, cependant, se poursuit.

VI. Ces trois étapes correspondent assez exactement aux trois grandes phases physiologiques que les expériences sur la durée des jours conduisent à définir. On doit admettre que :

- a) la première étape, indifférente à l'introduction des régimes anormaux de température que nous avons institués, s'identifie avec la **phase de vie végétative**, durant laquelle le

végétal est aussi relativement indifférent à la durée des jours.

- b) la seconde étape, au cours de laquelle la température a des effets marqués, coïncide avec la **photophase**, extrêmement sensible à la durée des jours.

- c) enfin, la troisième étape, légèrement sensible à la température, **est la phase de vie sexuée**, que la durée des jours affecte aussi d'une manière limitée.

Il est remarquable que, dans cette succession, **la photophase paraît dotée d'un fonctionnement physiologique caractérisé par une sensibilité nettement plus grande, tant à la durée des jours qu'à la fluctuation journalière de la température ambiante.**

Les exigences de la plante y semblent plus strictes, comme si les processus qui s'y produisent, constituaient une sorte de point nodal physiologique, difficile à franchir en dehors des conditions optima de milieu.

CHAPITRE IV

L'action conjuguée de la durée du jour et de la température sur les phases physiologiques du développement

Les informations obtenues sur les propriétés des phases physiologiques résultent d'expériences où nous avons modifié les conditions du milieu extérieur normal en changeant un facteur à la fois, indépendamment des autres. D'une part, nous avons fait varier la durée des jours – la température, l'humidité de l'air et du sol, la qualité de la lumière, etc. restant normales; d'autre part, nous avons modifié, dans le phytotron, la température ambiante et l'humidité de l'air qui y correspond – la durée des jours, la qualité de la lumière, son intensité, etc., restant normales.

Nous envisageons maintenant les effets de changements plus complexes. Dans ces nouvelles expériences, les conditions artificielles imposées s'éloignent de la normale par plusieurs aspects; la température et l'humidité de l'air ainsi que la durée du jour sont simultanément modifiées.

Notre but est de rechercher, dans ces conditions, des comportements originaux, par exemple, des réactions plus profondes du végétal. Nous tendons essentiellement à confirmer et à préciser les propriétés de la photophase, cherchant à toucher plus efficacement le fonctionnement physiologique par une plus forte altération du milieu.

Nous cherchons aussi, en les faisant agir ensemble, à confronter les facteurs du milieu,

à en mesurer l'importance relative, ainsi qu'à localiser exactement le moment de l'intervention de l'un par rapport à l'autre.

Les expériences sont conduites en appliquant des jours naturels de plus en plus courts, en même temps qu'une température anormalement fixée à 20 °C constants et une humidité de 80 %, à partir du semis.

Nous exposons très brièvement les résultats.

Nous cultivons dans le phytotron et nous réalisons 10 séries recevant respectivement une photopériode de 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 h et une série-témoin recevant le jour normal (14 à 16 h). La lumière est naturelle.

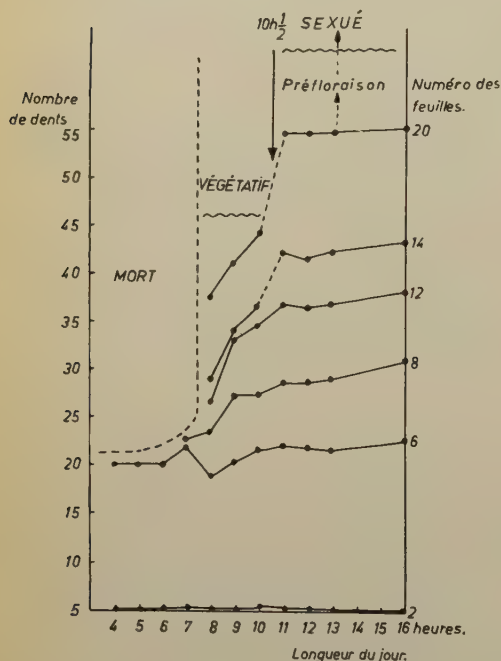
Le semis a lieu au début de mai. La culture se fait en pots dans le mélange terre de jardin-fumier consommé. L'application des diverses durées de jour commence au moment de la poussée de la 4^e feuille.

Au départ, les séries sont semblables. A la 5^e feuille, par exemple, toutes ont un nombre de dents moyen compris entre 13 et 16 unités.

La différenciation des séries commence à s'introduire à la 6^e feuille. Elle devient nette un peu plus tard, à la 8^e feuille (diagr. 10). On voit alors clairement que les séries en 7 et 8 h sont en retard; que le retard est moins

grand en 9 et 10 h, et qu'il est moins grand encore en 11, 12, 13 et 16 h.

Ensuite, l'action des longueurs de jours se présente progressivement sous deux aspects : entre 8 et 11 h de jour, la diminution de la photopériode correspond à un abaissement du nombre de dents – plus le jour est court, plus le développement est retardé. Mais entre 11 et 16 h de jour, la durée de la photopériode n'a pratiquement plus d'effet : le développement est presque aussi rapide en 11 h qu'en 16 h.



Diagr. 10. — Evolution du nombre de dents de feuille à feuille dans les différentes durées de jour, des plus longues aux plus courtes, lorsque la température est maintenue constante à 20 °C (phyton). Comme en plein air (voir diagr. 2), le fraisier distingue très tôt entre les jours courts et les jours longs; la limite entre les 2 catégories devient de plus en plus nette au fur et à mesure que le développement progresse. On remarque que la limite (*critical daylength*) entre jours courts et jours longs se situe non plus à 11 h 1/2, comme en plein air, mais à 10 h 1/2.

Les deux catégories d'action se séparent radicalement après les 15^e-16^e feuilles. A ce moment, en 10 h et en deçà, la formule dentaire stationne de feuille à feuille autour de 40-45 dents. Le stationnement dure aussi longtemps que les jours courts sont appliqués. Il correspond à l'arrêt du développement en jours courts.

Par contre, en 11 h et au-delà, les séries entrent en préfloraison. Le nombre de dents continue à s'élever jusqu'au-delà de 60 dents. La préfloraison est longue; dans toutes les durées de jour qui la permettent, elle se prolonge souvent jusqu'aux environs de la 30^e feuille. C'est la situation caractéristique que nous avons toujours rencontrée, à 20 °C constants, dans le phytotron.

Ces données appellent plusieurs constatations :

1. En température constante de 20 °C, l'humidité étant fixée à 80 %, la durée des jours agit sur le développement à peu près de la même manière qu'en température normale, de plein air. Il y a, au début du développement, une phase de relative indifférence, suivie d'une phase extrêmement sensible, la photophase. Durant la photophase, la plante distingue avec une grande netteté les jours courts, qui arrêtent le développement, des jours longs, qui en permettent la poursuite.

2. Cependant, en température constante, la limite entre les deux catégories de durées de jour est déplacée : elle se situe, non plus entre 11 et 12 h, comme c'est le cas en température variable de plein air, mais entre 10 et 11 h.

Il est remarquable que la limite semble se localiser entre 10 et 11 h, dès qu'on commence à pouvoir l'observer, c'est-à-dire dès les 10^e-12^e feuilles. Ceci montre qu'en faisant intervenir conjointement diverses durées de jour et une température anormale, on peut mettre en évidence une certaine action de la température dès la première phase physiologique du développement.

Une altération encore plus profonde du milieu révélerait sans doute d'autres propriétés de la première phase physiologique.

3. Enfin, en température constante, on observe, d'une manière générale, la prolongation de la préfloraison et le retard des délais de mise à fleurs jusqu'aux environs de la 30^e feuille. L'effet se produit, non seulement en 16 h, mais encore en 11, 12 et 13 heures.

Autrement dit, le ralentissement du développement à la photophase, par l'application de 20 °C constants, se fait dans toutes les photopériodes favorables à l'installation de cette phase. Il y a *une sorte d'hérarchie* entre les facteurs du milieu : d'abord, la durée des jours permet l'entrée dans la photophase ;

ensuite, la constance de la température peut marquer ses effets.

Nous rejoignons, plus clairement exprimée, une conclusion antérieure :

- d'une part, la durée longue des jours est nécessaire à la progression du développement jusque dans la photophase ;

- d'autre part, cette progression même rend possible un fonctionnement physiologique nouveau, caractérisé notamment par une sensibilité relativement marquée au régime de la température ambiante (à sa constance ou à sa fluctuation).

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

I. La durée des jours agit sur le développement du fraisier d'une manière différente selon que la plante est végétative, à la préfloraison, ou sexuée.

La plante végétative est relativement peu sensible à la photopériode, mais dès avant la préfloraison (15^e-17^e feuille), la sensibilité augmente.

À la préfloraison, les fraisiers demandent absolument des jours longs pour poursuivre leur développement et fleurir; lorsque des durées inadéquates sont fournies, le développement est aussitôt arrêté, tandis qu'on voit apparaître 2 ou 3 feuilles très dentées anormales, parfois quadrifoliées.

II. Lorsque la plante est en fleurs, la durée des jours agit sur les dimensions et le nombre de fleurs des hampes florales.

L'action sur les dimensions concerne notamment la longueur du premier entrenœud des hampes, ainsi que la longueur du pédoncule floral et du pétiole de la feuille préflorale. Le raccourcissement du jour correspond à celui du premier entrenœud, tandis que les deux autres dimensions s'allongent. Le changement peut être exprimé par les valeurs des rapports entre la taille du premier entrenœud et celles des deux autres organes. Ces rapports s'abaissent en jours de plus en plus courts.

Parallèlement, le nombre de fleurs diminue, surtout à partir du bourgeon aissellier de la feuille préflorale. On voit apparaître des fleurs anormales à sépales fortement foliacés.

III. Cependant, malgré la raréfaction des fleurs en jours courts, et malgré l'affaiblissement progressif de la plante au fur et à mesure que le traitement se prolonge, elle ne cesse

jamais de fleurir. Au contraire, la floraison se poursuit, même après un temps très long; **on ne revient jamais à un état végétatif.**

IV. La constance de la température à 20 °C, telle qu'on peut l'obtenir dans le phytotron, agit aussi sur le déroulement du développement. Son effet se marque à la préfloraison et après la floraison.

À la préfloraison, on constate que les fraisiers sont lents à fleurir en température constante. Ils font une série de feuilles surnuméraires, dont certaines sont munies de folioles supplémentaires insérés le long du pétiole; il y a atrophie de l'extrémité des folioles à l'état adulte.

Après la floraison, la constance de la température agit sur l'état général de la plante et sur les dimensions et le nombre de fleurs des hampes florales. Les hampes fleurissent peu au bourgeon aissellier de la feuille préflorale, tandis que les dimensions changent d'une manière originale, différente de celle qu'on observe en jours courts, à l'extérieur. Les fleurs présentent parfois une foliaison des sépales.

V. Il est extrêmement remarquable que la plante est sensible, à la préfloraison, à des changements minimes du régime des fluctuations journalières de la température. Non seulement elle sent le passage à une température constante de 20 °C, mais elle apprécie les températures qu'on lui donne soit de jour, soit de nuit, et même des variations se produisant chaque jour *durant quelques heures seulement* (4 heures).

À cet égard, toutes nos expériences concordent pour affirmer que le régime le plus adé-

quat est celui des fluctuations normales de l'extérieur en été : température froide de nuit (10-15 °C) et chaude de jour (jusqu'à 25-30 °C). L'élévation de la température entre 10 et 14 h au milieu de la journée est particulièrement adéquate au fraisier.

Cependant, il convient de considérer le régime des températures journalières comme constituant un tout : nous avons mis en évidence l'existence d'interaction entre les effets des températures données aux différents moments d'une même journée.

VI. En expérimentant simultanément à l'aide de la durée des jours et de la température ambiante, nous avons été amené à constater que l'observation des effets de la température n'est possible, à la préfloraison, qu'après qu'une durée de jour convenable a permis au préalable l'installation de ce stade. Il y a, de ce point de vue, une sorte d'hérarchie dans l'intervention des deux facteurs.

VII. Toutes ces données conduisent à admettre que le développement normal du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges comporte **trois phases physiologiques successives** différant par le type de leurs réactions aux conditions du milieu : durée de jour et complexe température-humidité ambiante.

Ces trois phases physiologiques sont délimitées par les critères morphologiques suivants :

- la première va de la germination à l'étalement de la 15^e-17^e feuille (45 dents) au seuil des modifications morphologiques de la préfloraison.
- la seconde commence un peu avant ces modifications; elle correspond approximativement aux changements de la préfloraison jusqu'au déclenchement de la floraison (23^e-26^e feuille; 50-60 dents).
- la troisième couvre la période de floraison.

Dans la première phase, la plante est faiblement sensible à la durée des jours (en jours courts, l'avancement du développement est un peu retardé!), mais elle ne l'est pratiquement pas à l'installation d'une température cons-

tante de 20 °C ou à des fluctuations journalières franchement anormales. C'est la **phase du fonctionnement végétatif** proprement dit.

Dès le seuil de la 2^e phase et pendant toute sa durée, le fraisier devient au contraire extrêmement sensible à la durée des jours (en jours courts, le développement est immédiatement arrêté!) et il perçoit très nettement une modification du régime de la température, même si cette modification est apparemment faible (par exemple, un réchauffement à telle période de la journée plutôt qu'à telle autre). C'est une **photophase** physiologique. L'accomplissement intégral des fonctions qui s'y localisent aboutit à la floraison.

Enfin, la 3^e phase, celle de la **plante en fleurs**, est sensible à la durée des jours comme à la température, mais d'une manière telle que ces facteurs, tout en influençant l'aptitude à fleurir, sont incapables d'empêcher la manifestation continue de la floraison. Le fonctionnement est celui de l'état sexué.

VIII. Dans l'ensemble, la photophase dont la réalisation s'exprime morphologiquement par les aspects de la préfloraison, apparaît en connection avec des fonctions très particulières : celles qui préparent le passage à l'état sexué.

Ces fonctions exigent impérieusement la réalisation d'un milieu adéquat. Elles constituent, au cours du développement, une *sorte de nœud de sensibilité*, où se déterminent des changements profonds. Le moindre manquement dans la réalisation des facteurs du milieu convenable rend précaire le déroulement de ces changements et produit toute une gamme de réactions morphologiques spéciales que nous avons décrites.

Cependant, tous les facteurs ne paraissent pas nécessaires au même degré. La durée longue du jour l'est absolument, dès le départ de la photophase : en dehors de jours longs au départ, la photophase ne s'amorce pas. Au contraire, le régime de température n'intervient pas d'emblée, mais seulement au cours de la photophase elle-même, lorsque la durée des jours a permis qu'elle s'installe préalablement.

Ceci indique des différenciations du comportement dans la photophase, *comme si le nœud de sensibilité physiologique se resserrait à l'approche du passage à l'état sexué, correspondant à un fonctionnement de plus en plus précis et nécessaire.* Sans doute, des transformations très spécifiques ont-elles lieu à ce moment.

DEUXIÈME PARTIE

Le métabolisme chlorophyllien
de *Fragaria vesca* L. *var.* *semperflorens* DUCH.

La première partie de notre travail démontre que le développement du fraisier des quatre-saisons, de la graine à la fleur, comporte trois grandes phases physiologiques, distinctes par leurs réactions à l'égard du milieu extérieur.

La connaissance de ces phases et de leurs propriétés fournit les moyens d'agir sur leur déroulement, à coup sûr et d'une manière prévisible, par l'intermédiaire de tel ou tel facteur du milieu extérieur. On peut, par exemple, empêcher la photophase avant qu'elle ne s'amorce, la bloquer quand elle est amorcée, la ralentir, ou au contraire lui donner les conditions dans lesquelles elle peut se dérouler à nouveau normalement.

L'expérimentateur placé dans cette situation voit s'ouvrir de nouveaux horizons. Il peut se fixer la tâche immédiate de pénétrer plus profondément la nature des phénomènes phasiques. Il lui est notamment loisible de se tourner vers le chimisme et de rechercher, par exemple, d'éventuels changements de contenu qui pourraient apparaître en rapport avec l'arrêt, le ralentissement, ou au contraire la reprise et l'accomplissement d'une phase donnée.

Une question paraît essentielle : celle de l'existence de transformations biochimiques spécifiques de la photophase, se produisant dans les feuilles lorsque la durée des jours est convenable et qui pourraient être en rapport avec les processus amenant la plante à fleurir.

En effet, d'une part, de multiples expériences physiologiques de la littérature, tant chez le fraisier que chez d'autres végétaux, indiquent l'existence d'une (ou plusieurs) substances, dont la synthèse, essentiellement photosensible, est nécessaire à la progression du développement jusqu'à la floraison finale; et d'autre part, nous avons démontré que des fonctionnements physiologiques particuliers, demandant des conditions de milieu strictes,

préparent la mise à fleurs pendant la photophase physiologique.

Quels sont ces fonctionnements ?

Quelle est leur action sur la floraison ?

* * *

Parmi les nombreux aspects du chimisme, notre choix s'est porté sur l'étude du contenu en pigments chlorophylliens. Diverses observations personnelles et plusieurs données expérimentales de la littérature nous ont paru l'imposer (voir pp. 36 et 37).

Nous nous sommes volontairement astreint à suivre soigneusement, dans de très nombreuses mesures, l'accumulation ou la disparition des chlorophylles dans les limbes en train de croître, de s'étaler, puis de vieillir, en considérant la plante de la germination à la vie sexuée et dans diverses conditions de milieu. Toute une série de données nouvelles en est résulté.

Nous exposons d'abord, dans un premier chapitre, comment se présente le métabolisme chlorophyllien normal au cours du développement en plein champ, depuis la plantule jusqu'à la plante sexuée, en fleurs. Nous montrons que ces caractéristiques changent et nous décrivons comment elles changent.

Troublant ensuite le déroulement du développement par l'intermédiaire de conditions de milieu anormales – et notamment par le raccourcissement des jours et la modification de la température – nous étudions, dans trois autres chapitres (II, III et IV), le retentissement biochimique de notre action. Nous nous attachons spécialement à faire ressortir, dans diverses expériences, les aspects du métabolisme pigmentaire qui paraissent liés à la progression du développement dans la photophase jusqu'à la sexualisation finale.

Enfin, dans un cinquième chapitre, nous décrivons quelques essais tendant à éprouver expérimentalement la signification de quelques coïncidences entre l'allure du métabolisme pigmentaire et la mise à fleurs des fraisiers.

L'observation visuelle suffit à constater, chez le fraisier, la possibilité de changements dans le contenu en pigments. C'est le cas lorsqu'on confronte les couleurs des plantes en jours longs et en jours courts, ou lorsqu'on compare, à l'approche de la floraison, le coloris des plantes en fleurs à celui des plantes encore végétatives : les fraisiers en jours longs sont

plus sombres que ceux en jours courts, et les feuilles adultes des plantes en fleurs plus claires que celles des plantes encore végétatives.

Il faut attacher de l'importance à ces constatations; elles nous ont orienté. Elles aident jusqu'à un certain point.

Mais il va de soi que la mesure exacte des teneurs en pigments doit être l'aboutissement nécessaire, le seul valable, de toute étude. Dans notre exposé, nous négligeons les simples données visuelles et nous présentons des chiffres précis. Nous résumons dans un paragraphe préliminaire les techniques et les méthodes dont nous nous sommes servi.

Techniques de mesure du contenu en chlorophylle

La détermination quantitative des pigments chlorophylliens dans un limbe comporte plusieurs aspects distincts.

D'une part, la mesure doit être exacte et elle doit représenter d'une manière valable le contenu de la feuille qu'on analyse, ce qui présente quelques difficultés. D'autre part,

elle doit revêtir une signification biologique, se rapporter à un organe précis, d'âge connu, appartenant lui-même à une plante d'un certain âge, cultivée dans des conditions repérées depuis le semis, etc...

Nous examinons successivement ces divers points.

I. DOSAGE DES PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS

Nous avons opéré de trois façons différentes. Nous avons utilisé le principe des méthodes anciennes (de WILLSTÄTTER et STOLL) en adaptant les opérations à de petits échantillons; puis une méthode plus moderne: celle de COMAR (1942); enfin, une méthode basée sur la chromatographie sur papier, en partant des données de BAUER (1952).

1. Première méthode.

C'est la technique colorimétrique ordinaire. La couleur de l'extrait de pigments est comparée à une échelle préalablement établie.

L'échantillon est extrait par l'acétone à 80 %. On utilise un petit mortier dans lequel on écrase les tissus en présence de sable et d'acétone. L'acétone est donnée par fraction de 5 cm³ jusqu'à épuisement; les fractions réunies sont filtrées. On lave soigneusement le filtre et on amène à une quantité connue de liquide

(50 cm³). On laisse reposer en glacière pendant 48 heures.

On mesure l'absorption à l'aide du filtre 608 de l'appareil Hilger-Spekker, photomètre fabriqué par la firme Hilger de Londres, modèle H 560. Le filtre 608 absorbe d'une façon appréciable en-dessous de 640 m μ ; sa transmission est maxima aux environs de 680 m μ jusqu'un peu au-delà de 700 m μ . La teneur en chlorophylle est obtenue par comparaison avec une échelle établie à partir d'une solution de chlorophylle (*a+b*) pure préparée par M^{me} BOUILLENNE-WALRAND que nous remercions vivement.

2. Deuxième méthode.

On extrait 100 mg de tissus frais par l'acétone à 80 % comme dans la première méthode, mais on emploie de faibles quantités de solvant, de manière à obtenir un liquide

concentré. On travaille dans un petit mortier; on écrase dans du sable en utilisant chaque fois $\frac{1}{2}$ à 1 cm³ d'acétone. On filtre et on amène entre 2 et 4 cm³ de solution. On agite l'extrait avec de l'éther sulfurique pur (environ 4 cm³). On sépare l'acétone par addition d'eau. On lave l'éther à l'eau. On sèche l'éther à l'aide de sulfate de soude anhydre et on amène exactement à 4 cm³.¹

On mesure l'absorption de la solution étherée au spectrophotomètre Beckman à 660 et à 640 mμ en utilisant une cuvette de 1 cm d'épaisseur; on calcule la teneur en chlorophylle *a* et en chlorophylle *b* par les formules de COMAR :

$$(1) \text{ Chloro. } a = 9,93 \log. 10 \frac{I_0}{I} (6.600)$$

$$- 0,777 \log. 10 \frac{I_0}{I} (6.400)$$

$$(2) \text{ Chloro. } b = 17,60 \log. 10 \frac{I_0}{I} (6.400)$$

$$- 2,81 \log. 10 \frac{I_0}{I} (6.600)$$

$$(3) \text{ Chloro. totale} = 7,12 \log. 10 \frac{I_0}{I} (6.600)$$

$$+ 16,8 \log. 10 \frac{I_0}{I} (6.400)$$

Ces formules donnent la quantité de chlorophylle en mg/litre de la solution dans l'éther sulfurique.

3. Troisième méthode.

On fait un extrait acétonique concentré comme pour la deuxième méthode, en partant de 100 mg de poids frais; on amène cet extrait à un volume connu, par exemple 3 cm³.

1. On peut également obtenir la solution étherée en procédant comme suit : amener l'extrait acétonique (réalisé à partir des tissus) à un volume connu (par exemple 3 cm³); prélever de ce volume une petite fraction (par exemple 0,2 cm³), puis diluer à 2 cm³ avec l'éther sulfurique anhydre pour l'examen au Beckman. Par ce procédé, la trace d'acétone qui reste dans l'éther introduit une erreur négligeable, et on évite une manipulation relativement compliquée.

On en prend 0,5 cm³ et on chromatographie sur papier chromatographique Wathman n° 1 découpé en bandelettes de 45 cm de long et de 5 cm de large (*a* sur la figure 12).

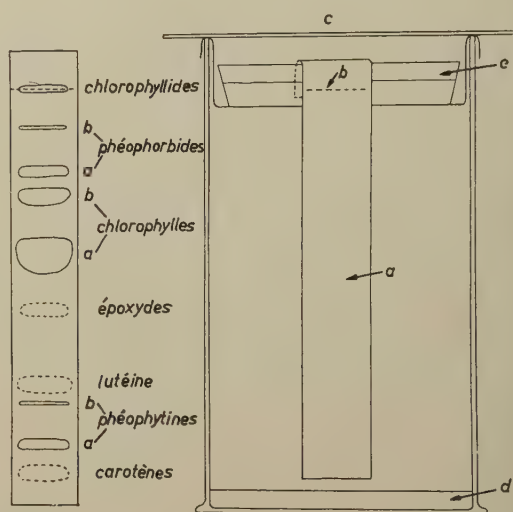


Figure 12. — La disposition adoptée pour la chromatographie sur papier des pigments des feuilles. A gauche, la place des pigments et de quelques-uns de leurs dérivés, après le développement du chromatogramme (explications dans le texte).

On dépose l'extrait le long de la ligne (*b*) transversalement. On place le papier dans le vase cylindrique (*c*) qui a 30 cm de diamètre et est haut de 50 cm. Le fond de ce vase est rempli d'éther de pétrole léger sur une hauteur de 1 à 2 cm (*d*).¹ Au sommet du vase se trouve la cuvette (*e*), dans laquelle l'éluant est placé. La chromatographie est descendante.

1. Il est d'une grande importance de bien saturer l'atmosphère par l'éther de pétrole léger à partir du bas du vase cylindrique et de mettre le mélange éluant dans le haut en pratiquant la chromatographie descendante. La séparation n'est pas bonne si la chromatographie est ascendante. Il semble que la rencontre, au fur et à mesure de la descente, d'une atmosphère de plus en plus saturée d'éther de pétrole, joue un rôle dans la séparation (Voir en particulier FOUASSIN, 1954, qui a utilisé la méthode).

Le mélange éluant est le suivant : benzène : 10 cm³; éther de pétrole : 2,5 cm³; acétone : 2 cm³.¹ Il est une modification du mélange de BAUER, la « special benzin » de cet auteur étant remplacée par du benzène.

La température joue un rôle dans la séparation; le mieux est qu'elle se situe aux environs de 23 °C.

A la fin du développement, les pigments se présentent dans l'ordre suivant (fig. 12) : en haut : la chlorophylle *b*; puis plus bas : la chlorophylle *a*. Ensuite, viennent deux pigments jaunes : un époxyde, et plus bas : la lutéine. Ensuite, les deux phéophytines : en haut : la phéophytine *a*, et en bas : la phéophytine *b*. Enfin, en front de solvant, on trouve une tache jaune d'un mélange des carotènes *a* et *b*, dans lequel domine la forme *b*.

Le contrôle de la séparation des pigments doit se faire aux U.V. La séparation est bonne si les taches fluorescentes rouges des deux chlorophylles sont séparées par une zone incolore d'un cm au moins.

Les zones de phéophytines *a* et *b* et de chlorophylles *a* et *b* sont éluées à l'éther sulfurique anhydre puis examinées au spectrophotomètre Beckman. On calcule les teneurs en chlorophylles par les formules de COMAR (1) et (2) citées plus haut, afin d'éliminer toute erreur qui pourrait éventuellement provenir d'une séparation imparfaite. Les quantités de phéophytine peuvent être également obtenues par le calcul.

La méthode permet de séparer non seulement les pigments normaux d'une feuille, mais aussi ceux qu'on obtient par un traitement approprié de l'extrait. Ainsi l'acidification donne des phéophytines : les deux chlorophylles disparaissent du chromatogramme, tandis que les taches des phéophytines *a* et *b* s'accroissent. De même, l'action de la chlorophyllase libère les phéophorbides et les chlorophyllides, qu'on peut parfaitement séparer du reste des pigments. Elles se placent comme nous l'indiquons sur la figure 12.

1. L'éther de pétrole ne doit pas être lourd, mais il n'est pas nécessaire d'employer la fraction la plus légère. Nous prenons la fraction qui distille entre 40 et 60 °C. L'acétone peut contenir un peu d'eau.

FOUASSIN (1954) a par ailleurs séparé très aisément les chlorophylles-cuivre et d'autres composés, où le Mg est remplacé par divers métaux.

Il est assez intéressant de constater que, pour tous ces produits chlorophylliens (chlorophylles, phéophytines, phéophorbides, chlorophylles-Cu, etc.), la position relative des deux composés *a* et *b* est toujours la même : le composé *b* se trouvant au-dessus du composé *a*.

La méthode peut être employée pour les pigments caroténoïdes. Nous avons montré aisément avec l'aide bienveillante de M. LEDERER de Paris – que nous tenons à remercier vivement ici – que la position des pigments sur le chromatogramme est en rapport avec le degré de leur oxydation. C'est le carotène qui est le plus bas; la lutéine est plus haut; les époxydes à 3 oxygènes sont plus haut encore, par exemple; la violaxanthine.¹

Il est difficile de séparer le lycopène du carotène, et de même, la zéaxanthine de la lutéine.

Lorsque la séparation est convenable, on peut mesurer quantitativement ces divers caroténoïdes.

* * *

En ce qui concerne les chlorophylles, les trois méthodes décrites donnent des chiffres pratiquement identiques et qui, en tout cas, varient toujours dans le même sens. Nous les avons utilisées conjointement, de manière à contrôler l'une par l'autre, mais souvent, elles ont servi à des buts différents.

La première méthode, très simple, sans opérations compliquées, est particulièrement indiquée lorsqu'il s'agit de démontrer de légères variations de la teneur en pigments totaux.²

La deuxième méthode s'impose lorsqu'il s'agit de mesurer avec précision les quantités relatives des deux chlorophylles *a* et *b*.

La troisième méthode peut être employée dans le même but; mais elle a surtout servi

1. Nous remercions M. le Professeur KARRER, de Berne, qui nous a procuré divers caroténoïdes dont nous sommes servis.

2. C'est cette méthode que SEYBOLD (1941) suggère à BUKATCH (1939-1940) pour mettre en évidence d'éventuelles variations de la teneur en pigments au cours de la journée (voir la discussion générale).

dans les cas où on pouvait soupçonner la présence de phéophytine ou de produits d'hydrolyse des chlorophylles. Elle a égale-

ment permis des déterminations de caroténoïdes qui ne sont pas exposées dans le présent mémoire.

II. L'ÉCHANTILLONNAGE

Le critère d'un bon échantillonnage consiste en ceci : deux échantillons pris en même temps dans le même organe doivent livrer exactement la même quantité de pigments.

Il est apparu au début des mesures que deux surfaces identiques mais provenant de deux endroits différents d'un même limbe, ne contiennent pas nécessairement la même quantité de chlorophylle. Il est donc nécessaire de constituer un échantillon moyen des différentes régions d'une feuille. Mais, comme on ne peut employer cette technique sur une seule feuille (parce qu'il en résulterait de grands dommages qui interdiraient d'autres mesures dans la même feuille), nous avons été conduits à prélever de la manière suivante (fig. 13) :

Nous utilisons 6 fraisiers et nous choisissons sur chacun d'eux une feuille d'âge connu et identique. Nous faisons ensuite une prise à l'emporte-pièce dans chacune des 6 feuilles, à un endroit chaque fois différent du limbe et nous réunissons les 6 prises pour constituer le prélèvement moyen destiné à l'extraction. Les 6 prises se font dans un ordre défini. Par exemple, un prélèvement réunira une prise faite dans le demi-foliole latéral inférieur gauche de la feuille d'un premier fraisier; une seconde prise, de la même surface, faite dans le demi-foliole latéral supérieur gauche de la feuille correspondante d'un deuxième fraisier; une troisième, faite dans le demi-foliole médian gauche de la feuille d'un troisième fraisier; et ainsi de suite... (les points noirs sur la fig. 13).

On voit immédiatement qu'on peut réaliser six prélèvements identiques décalés chacun d'un demi-foliole par rapport au précédent et comportant 6 prises faites dans les mêmes



Figure 13. — La disposition des prises successives dans notre méthode de prélèvement d'un échantillon. Les points noirs = prises d'un premier prélèvement. Les ronds = prises d'un second prélèvement.

régions des mêmes feuilles. Si ces 6 prélèvements sont réalisés au même moment, ils contiennent exactement la même quantité de pigments.

Soulignons que cette méthode fait automatiquement, de chacune de nos mesures, une moyenne entre 6 fraisiers. Cette circonstance est un avantage considérable. Nous avons d'ailleurs été conduit, au cours de notre travail, à exprimer systématiquement le contenu des feuilles en pigments à une date donnée, non seulement par la moyenne des 6 prises faites à un même moment, mais encore par la moyenne de ces prises répétée à divers moments de la même journée (le matin, à 8 h, à midi, et le soir à 17 h). Ceci tient au fait que la teneur en pigments des limbes varie d'une heure à l'autre ainsi que nous le montrons plus loin (pp. 101 et suivante).

III. L'ÂGE DE LA FEUILLE

N'importe quelle feuille successive du fraisier est un organe dont l'état se modifie constamment. On part d'un tissu méristématique encore indifférencié, pour aboutir progressivement au limbe largement déployé, qui finalement jaunit et meurt. On ne peut évidemment pas confondre ces divers états dans un dosage unique.

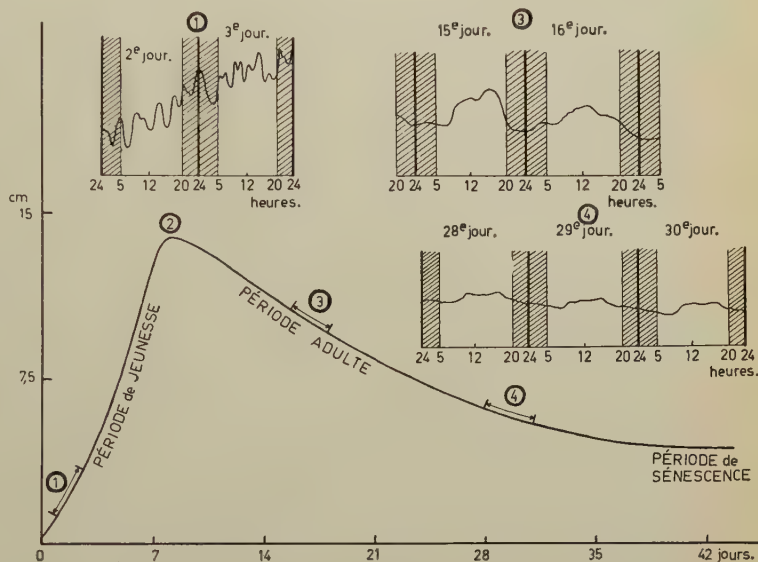
Nous distinguons plusieurs périodes au cours de la croissance foliaire (diagr. 11) : la période de jeunesse; la période de la feuille qui s'étale; la période de la feuille étalée adulte; enfin, la période de sénescence. Chacune de ces périodes est discernable par des critères particuliers.

La période de jeunesse d'une feuille commence à l'ébauche et correspond au moment où le limbe va apparaître entre les stipules de la feuille précédente (temps 0). Elle coïncide essen-

tiellement à la croissance en hauteur du limbe, les 3 folioles étant repliés sur eux-mêmes, leurs nervures principales accoudées l'une contre l'autre dans le prolongement du pétiole dressé verticalement. Elle s'achève au moment où la croissance en hauteur cesse, les 3 folioles se dépliant et s'étalant à la lumière (voir le diagr. 11).

La période adulte commence lorsque le limbe est étalé. Elle va du 8^e-9^e jour jusqu'au 25^e jour environ, et correspond à l'abaissement du limbe vers le sol et à son éloignement du centre de la rosette par un mouvement pétiole. Durant cette période, le limbe est animé

de petits mouvements journaliers d'abaissement et de relèvement analogues à ceux décrits par BÜNNING. Dans les conditions



Diagr. 11. — Les principales périodes de la vie de la feuille. En abscisse, la distance au sol de l'extrémité du foliole médian. En ordonnée, le temps. En haut et à droite : enregistrement au cours de la journée des mouvements foliaires; en (1), dans la jeunesse d'une feuille; en (3), à l'âge adulte; en (4) dans la feuille sénescence.

normales de culture, ces mouvements ont l'aspect donné sur le diagramme 11, en (3).

A la fin de la période adulte, du 25^e au 40^e jour, les mouvements journaliers s'atténuent — diagr. 11, (4) — et l'abaissement général se ralentit. La feuille est étalée depuis longtemps, constamment semblable à elle-même; elle touche presque la terre.

Enfin, après le 40^e jour, vient la période de sénescence. Les mouvements journaliers et le mouvement général d'abaissement tendent à s'éteindre totalement. La feuille repose sur le sol. Elle est à l'ombre de la rosette des feuilles plus jeunes.

IV. L'EXPRESSION DES RÉSULTATS

La quantité de chlorophylle trouvée dans un prélèvement peut être rapporté soit au poids frais de l'échantillon, soit au poids sec, soit à la surface foliaire.

TABLEAU XIV

Variation du poids frais d'une surface de 1,5 cm² au cours de la journée.

(Les poids sont exprimés en mg; les valeurs minima sont en lettres grasses.)

Heures de prélèvements	Prélèvements effectués dans la 12 ^e feuille			Prélèvements effectués dans la 14 ^e feuille			
	à la fin de la période de jeunesse	au début de l'état adulte	à l'état adulte	à la fin de la période de jeunesse	au début de l'état adulte	à l'état adulte	à la fin de l'état adulte
8	14,0	14,0	15,0	12,4	13,7	14,9	12,6
10	14,0	13,1	15,0	13,0	13,7	14,1	12,3
12	13,4	13,9	15,0	11,0	13,2	14,1	12,1
14	13,0	14,4	14,0	11,3	12,7	14,0	11,2
16	12,3	13,9	13,5	12,2	12,7	15,0	11,4
17	13,1	13,0	13,5	13,8	13,0	14,6	11,6

Quelle est l'expression la meilleure?

La difficulté vient de ce que toutes les grandeurs de référence possible varient : ainsi la surface totale de la feuille croît. Le poids frais et le poids sec changent eux aussi, que l'on considère toute la feuille, ou un prélèvement limité à une surface donnée.

Le tableau XIV donne le poids frais d'un prélèvement de 1,5 cm² effectué par la méthode à l'emporte-pièce décrite plus haut, dans les mêmes feuilles au cours de leur vieillissement et à diverses heures de la journée. Les variations sont incessantes, bien qu'elles se produisent selon certains rythmes. Il y a généralement, chaque jour, un poids minimum au début de l'après-midi. Le poids journalier moyen augmente en outre de la jeunesse jusqu'à l'état adulte de la feuille, puis tend à s'abaisser. Les variations du poids sec sont

aussi importantes que celles du poids frais.

Les variations de la surface sont moins complexes. Il ne s'agit jamais d'un rétrécissement (alors que le poids frais et le poids sec peuvent diminuer !) la feuille grandit constamment jusqu'à un maximum correspondant à l'âge adulte. Même à l'état jeune, les changements de surface sont relativement lents et se marquent à peine au cours d'une journée. Enfin, il est facile à l'emporte-pièce de prendre une surface définie toujours la même – que l'on pourra tout de même peser – et de dire : par cm² de limbe, il y a, à tel moment de la croissance de telle feuille, telle quantité de chlorophylle.

Nous avons pratiqué les trois méthodes simultanément, mais nous avons considéré qu'il y avait avantage à exprimer les résultats par rapport à une surface standard.

CHAPITRE I

Le métabolisme de la chlorophylle au cours du développement normal

Il est couramment admis depuis WILLSTÄTTER et STOLL (1918) que chaque espèce de végétal est caractérisée par une certaine teneur en pigments, relativement constante. Par exemple, les feuilles de laurier (*Laurus nobilis*) ont aux environs de 0,40 mg de chlorophylle totale par 100 g de poids sec; tandis que les feuilles de sureau (*Sambucus nigra*) en ont 0,80 au moins.

Dans les conditions normales de sa culture, en plein champ, le fraisier des quatre-saisons à fruits rouges et à stolons présente, dans ses feuilles adultes, des teneurs oscillant entre 2,0 mg et 3,5 mg par 100 cm² de surface foliaire (entre 0,60 et 1,10 mg par 100 mg de poids sec), qui le distinguent nettement des espèces de fraisiers à gros fruits, beaucoup plus riches en pigments (4 mg et plus par 100 cm²). Mais ces teneurs sont loin de la constance absolue.

Des données de la littérature indiquent d'ailleurs, chez quelques espèces, des varia-

tions nettes se produisant selon certaines lois encore mal connues, au cours de la journée, ou en relation avec la croissance des feuilles et les étapes du développement de la plante (voir la discussion générale). Ce sont ces variations que nous nous proposons de décrire chez le fraisier.

Notre étude se fait en deux étapes :

1. Nous suivons d'abord l'évolution de la teneur en pigments au cours de la croissance et du vieillissement d'une feuille, et nous en définissons les caractères les plus évidents. Nous prenons comme type les feuilles de la plante végétative.

2. Ensuite, nous recherchons dans quelle mesure ces caractères se modifient de feuille à feuille en rapport avec la progression du développement de phase en phase jusqu'à la sexualisation finale, dans les conditions ordinaires de culture, en plein champ.

I. LES TRAITS GÉNÉRAUX DU MÉTABOLISME DE LA CHLOROPHYLLE DANS LES FEUILLES DES PLANTES VÉGÉTATIVES

Nous prenons délibérément comme exemple les feuilles entre la 8^e et la 14^e-16^e. Elles

comptent en moyenne de 25 à 40 dents et grandissent en coïncidence avec les premiers

stolons. Elles se situent au cours du développement dans la première phase physiologique, la phase végétative.

Nous considérons d'abord la teneur en pigments chlorophylliens totaux à différents moments de la croissance foliaire; ensuite, celle des deux pigments *a* et *b* séparément; pour envisager enfin des observations sur la liaison des pigments avec les protéines des chloroplastes (chloroplastine).

1. La teneur en pigments chlorophylliens totaux au cours de la croissance de la feuille.

L'ébauche foliaire initiée dans le méristème est à peine colorée; elle contient très peu de chlorophylle. Mais, dès que la feuille se dégage des stipules qui l'engainaient, la quantité de pigments devient très sensible à l'œil. Très rapidement, il est possible de réaliser un

dosage satisfaisant, lorsque les folioles – encore repliés sur eux-mêmes dans le prolongement du pétiole – ont une longueur de 3 à 4 cm. On peut alors prélever quelques cm² de tissus. La feuille est en pleine période de jeunesse, 4 jours après sa sortie des stipules.

A ce moment, un extrait brut donne une teneur généralement comprise entre 1 et 2 mg de chlorophylle totale/100 cm² (tableau XV). Le chiffre trouvé est susceptible de varier fortement dans un intervalle de 24 heures. Il change constamment, et très vite, avec la croissance du limbe.

Les mesures faites 5 jours plus tard, à la fin de la période de jeunesse, au moment où la croissance en hauteur s'achève et où les folioles sont prêts à s'étaler à la lumière, sont généralement plus élevées de 50 %. Dans la 12^e feuille, par exemple, on passe en 5 jours pour 100 cm² de surface foliaire de 1,14 à 1,82 mg; pour la 14^e feuille : de 1,67 à 2,69.

TABLEAU XV

Évolution de la teneur en chlorophylle totale au cours de la croissance de quelques feuilles, à la phase végétative du développement.

Les teneurs indiquées à ce tableau et à tous les tableaux suivants sont chacune des moyennes entre 6 fraisiers étudiés à 3 moments différents de la même journée (voir p. 96).
(En mg/100 cm²)

Age de la feuille	Temps en jours après la sortie des stipules	Feuilles étudiées :			
		10 ^e feuille	12 ^e feuille	14 ^e feuille	16 ^e feuille
1. Période de jeunesse	5 j.	—	1,14	1,67	—
2. Fin de la période de jeunesse	10 j.	1,90	1,82	2,69	—
3. Période adulte	25 j.	2,36	2,36	3,37	2,47
4. Fin de la période adulte	30 j.	—	2,19	2,47	2,31
5. Sénescence	au-delà de 45 j.	2,15	—	2,25	2,28

L'augmentation de teneur se poursuit à l'étape suivante, avec l'étalement du limbe à l'âge adulte, mais elle devient plus lente. En une quinzaine de jours – allant de la fin de la période de jeunesse jusqu'au moment où le limbe, largement étalé, s'offre entièrement aux rayons lumineux – l'augmentation de teneur est seulement de l'ordre de 25 % de la valeur de fin de jeunesse. On passe dans la 10^e feuille, de 1,90 mg/100 cm² à la fin de la période de jeunesse, à 2,36 mg à l'âge adulte. A la 12^e feuille, les chiffres sont voisins : de 1,82 mg, on saute à 2,36; à la 14^e feuille de 2,69 à 3,37.

La teneur atteinte à l'âge adulte est un maximum. Ensuite, on observe une diminution constante dans la feuille qui vieillit et s'abaisse vers le sol. A la 10^e feuille, les chiffres tombent de 2,36 mg/100 cm² à l'état adulte à 2,15 mg, 20 jours plus tard; il en va de même à la 12^e, à la 14^e et à la 16^e feuille (tableau XV).

Manifestement, deux périodes se succèdent : une première période « de jeunesse » au cours de laquelle le pigment s'accumule – d'abord

très vite, puis plus lentement jusqu'à l'état adulte – puis une deuxième période « de vieillesse », au cours de laquelle le pigment s'élimine petit à petit jusqu'au jaunissement et la mort de la feuille.

L'allure des changements de teneur d'un jour à l'autre justifie des mesures précises et rapprochées, surtout dans la jeunesse des limbes, où ils sont très rapides. Dès lors, nous avons été amené à considérer les mêmes feuilles au cours d'une seule journée à différents moments. La méthode de prélèvement qui a été décrite page 96 (voir fig. 13) fournit des échantillons moyens, et il est remarquable que deux prélèvements de même surface exécutés en même temps livrent exactement la même quantité de pigments : l'extinction à l'appareil de Hilger-Spekker est exactement la même. Mais lorsqu'on applique la méthode à deux moments distincts de quelques heures, l'extinction accuse de petites différences.

Nous donnons au tableau XVI quatre exemples de variations de l'extinction obser-

TABLEAU XVI

Variations relatives de l'extinction obtenue avec des extraits réalisés d'une manière identique, dans les mêmes feuilles, à différents moments d'une même journée.

(Extinction à 8 h. du matin = 100.)

Heures des prélèvements	Cas de 12 ^{es} feuilles adultes	Moyenne de 3 séries de mesures sur des 12 ^{es} feuilles adultes et sénescents	Cas de 14 ^{es} feuilles adultes	Moyenne de 4 séries de mesures sur des 14 ^{es} feuilles adultes et sénescents
6 h	106	104	101	100
8 h	100	100	100	100
10 h	108	106	104	102
12 h	110	107	104	104
14 h	116	109	107	105
16 h	104	103	104	104
18 h	106	108	107	107

TABLEAU XVII

*Valeur de l'augmentation matinale — de 8 à 14 h —
de l'extinction d'extraits réalisés d'une manière identique dans des séries de feuilles d'âges différents.*
(En % de la teneur à 8 h du matin.)

N° d'ordre des mesures	Age des feuilles			
	Période de jeunesse	Fin de la période de jeunesse	Période adulte	Fin de la période adulte
1	25	5	4	13
2	8	5	0	12
3	15	16	(manque)	0
4	26	(manque)	9	0,4
5	15	1	0,7	3
6	10	3	5	4
Moyenne	16,6	5,8	3,7	5,6

vées au filtre (608) de l'appareil Hilger-Spekker pour des extraits effectués à différents moments de la journée à partir d'une même surface de limbe.

Les changements sont faibles, mais ils se répètent chaque fois : la teneur s'abaisse un peu de 6 h du matin à 8 h, se relève ensuite jusqu'à 14 h, puis s'abaisse irrégulièrement jusqu'à 18 h.

L'ampleur du mouvement d'augmentation de l'extinction entre 8 et 14 h est nettement plus grande lorsque la feuille est jeune (tableau XVII). Certaines mesures donnent alors jusqu'à 25 % d'augmentation de la valeur de départ à 8 h du matin. D'autres mesures sont moins nettes : 8 % (2^e mesure).¹

1. La raison des écarts entre les mesures est difficile à déterminer. Les conditions climatiques de la journée, l'âge exact (difficile à préciser) des jeunes feuilles, leur rang sur la tige, jouent vraisemblablement conjointement un rôle; il n'a pas été possible jusqu'ici de décider de la part respective de ces facteurs.

Cinq jours plus tard, au début de la période adulte, l'ampleur du mouvement est déjà réduite. Par la suite, elle reste stationnaire.

La netteté des changements qui se produisent au cours de la journée contraste, même dans les jeunes limbes avec leur extrême faiblesse durant la nuit. Dans les jeunes limbes, la valeur de l'extinction s'élève à peine (2 à 4 %) de la soirée au lendemain matin. De nombreuses mesures ont donné des résultats semblables : en aucun cas, nous n'avons relevé de changements marqués. A l'âge adulte, et plus encore lors de la sénescence, on observe un abaissement très léger au cours de la nuit.

2. Le rapport entre les quantités de chlorophylles a et b dans les feuilles.

La chlorophylle totale que nous dosons au cours de la croissance de la feuille, comprend

TABLEAU XVIII

*L'évolution du rapport $\frac{a}{b}$ au cours du vieillissement des feuilles,
dans la phase végétative du développement.*

(Nous donnons 5 cas précis, ainsi que la moyenne d'une vingtaine de mesures analogues.)

N° d'ordre	Dates des mesures	Feuille jeune	Feuille à la fin de la jeunesse	Feuille adulte	Feuille sénescente	Différence feuille jeune- feuille sénescente
1	18/6/54	3,20	3,28	3,33	3,30	— 0,10
2	28/6/54	3,62	3,26	3,07	3,09	+ 0,53
3	19/7/54	3,17	3,00	2,84	2,93	+ 0,24
4	30/7/54	3,43	3,48	3,11	2,96	+ 0,47
5	6/9/54	3,54	3,52	3,34	3,26	+ 0,28
Moyenne de 20 mesures		3,35	3,30	3,14	3,11	+ 0,24

deux pigments distincts : la chlorophylle *a* et la chlorophylle *b*. La méthode de COMAR décrite page 93 et la méthode par chromatographie sur papier décrite page 94 permettent de les doser séparément. Les résultats peuvent être exprimés par les rapports entre les quantités de chlorophylle *a* et de chlorophylle *b*.

Il est admis classiquement que, dans les feuilles vertes, il y a deux à trois fois plus de chlorophylle *a* que de chlorophylle *b*. Les mesures que nous avons faites chez le fraisier, sur des feuilles en croissance, donnent des chiffres de cet ordre, mais elles indiquent

l'existence d'une évolution du rapport $\frac{a}{b}$ au fur et à mesure que la feuille pousse, s'étale puis vieillit. Le tableau XVIII comprend 5 séries de mesures, obtenues chacune en considérant chaque fois un lot de 6 feuilles identiques à quatre étapes successives de leur

croissance. Sauf dans la première série, toutes les valeurs de $\frac{a}{b}$ s'abaissent de la jeunesse à la vieillesse de la feuille.¹

La diminution progressive du rapport est nette. En moyenne, sur une vingtaine de séries de mesures, le rapport $\frac{a}{b}$ passe de 3,35 dans la feuille jeune à 3,30 dans la feuille au début de l'état adulte (quand elle commence à s'étaler), puis à 3,14 dans la feuille adulte, et enfin à 3,11 dans la feuille vieillissante. Il s'abaisse constamment et régulièrement.

Evidemment, cette évolution n'a pas la même signification dans la période d'accumu-

1. Nous avons choisi spécialement la série 1 où l'évolution est inversée. Ce cas est très rare. Nous l'avons obtenu quelques fois sur des dizaines de séries de mesures.

lation globale du pigment (de la jeune feuille à la feuille adulte) que dans la période d'élimination (de la feuille adulte à la feuille vieille). Dans la première période, d'accumulation,

l'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$ exprime une accumulation progressivement plus marquée de chlorophylle *b*; tandis que dans la seconde période, d'élimination, il indique une disparition relativement plus rapide de la chlorophylle *a*.

3. L'extractibilité des pigments, et leur liaison avec les protéines des chloroplastes.

L'extraction des chlorophylles par l'acétone acqueuse, à 80-90 %, est une opération courante qui enlève le pigment quantitativement. L'éther de pétrole, par contre, ne solubilise qu'une faible partie des pigments, même après un écrasement des tissus et une longue trituration. On interprète classiquement cette propriété des chlorophylles en admettant qu'elles sont liées à un substrat protéique, avec lequel elles constituent un complexe : la chloroplastine. Les chlorophylles extraites par l'éther de pétrole appartiennent à la fraction libre des pigments.

Les propriétés de solubilité peuvent servir à étudier la liaison des pigments aux protéines. On broie les tissus prélevés dans de l'éther de pétrole qu'on renouvelle à trois reprises et on mesure la quantité de chlorophylle libre extraite au total par l'éther; on extrait le reste à l'acétone à 80 %.

Lorsque la feuille est jeune, l'extraction à l'éther de pétrole enlève environ 50 à 60 % de l'ensemble des chlorophylles. À la fin de la jeunesse foliaire, l'extraction libère un peu moins, aux environs de 30 %. Enfin, dans la feuille vieillissante, le taux de chlorophylle libérable à l'éther de pétrole augmente à nouveau, jusqu'à 50 % environ.

La variation de l'extractibilité à l'éther de pétrole en rapport avec l'âge est tout à fait générale. Nous l'avons retrouvée pour toutes les feuilles. On peut facilement la mettre en

évidence par chromatographie en écrasant sur papier Wathman n° 1 une certaine surface de limbes et en faisant passer aussitôt un éluant sur les tissus écrasés.¹

Si l'éluant est de l'acétone à 80 %, les pigments sont extraits quantitativement des tissus écrasés. Mais s'il s'agit du mélange de BAUER modifié — qui contient essentiellement du benzène et de l'éther de pétrole léger auxquels l'acétone est additionnée à raison de 14 % — une partie seulement des pigments est entraînée; le reste n'est pas enlevé des tissus par le mélange. Pour l'extraire, il faut employer l'acétone acqueuse.

Les mesures quantitatives montrent que le mélange arrive à libérer par chromatographie 60 % des pigments dans les feuilles jeunes, moins de 30 % au début de l'étalement foliaire, un peu plus (35 %) dans le limbe adulte, et aux environs de 40 % dans le limbe vieillissant (tableau XIX).²

Les modifications de l'extractibilité des pigments au cours du vieillissement foliaire peuvent s'interpréter comme résultant de changements dans la qualité des liaisons (pigment-protéines) dans le complexe chloroplastine. Ces liaisons, faibles dans la jeunesse, atteindraient un maximum lors de l'étalement à l'état adulte pour se relâcher par après dans la vieillesse de la feuille.

* * *

On n'assiste donc pas seulement à la phase végétative du développement, entre la 8^e et la 14^e-16^e feuille, dans le limbe qui pousse — à partir de l'ébauche méristématique jusqu'à l'état adulte, puis la vieillesse — à une accumu-

1. Les tissus sont écrasés sommairement; ils sont désagregés, bien que les chloroplastes restent entiers et parfaitement discernables au microscope. L'éluant doit littéralement arracher les pigments hors des chloroplastes qu'il baigne lors de son passage.

2. La différence de comportement en rapport avec l'âge apparaît avec une grande netteté lorsqu'on écrase côte à côte sur le même papier des tissus de divers âges. Si on chromatographie au mélange de BAUER, les tissus écrasés blanchissent rapidement dans la feuille jeune, mais ils restent d'un vert intense dans la feuille qui s'étale, les pigments s'en échappant à peine.

TABLEAU XIX

*Pourcentage de chlorophylle totale à l'état libre,
mesuré par la méthode chromatographique chez les plantes végétatives.*

Date des mesures	Age des feuilles			
	Jeunesse	Fin de la période de jeunesse	Age adulte	Sénescence
14/4/53	49	38	36	43
5/5/53	61	25	27	47
4/6/53	60	36	44	42
Moyenne	57	29	35	44

lation lente et progressive des pigments jusqu'à une certaine teneur maxima, comme un examen superficiel pourrait le laisser croire.

Le processus présente plusieurs autres aspects :

1. *La vitesse de l'accumulation se modifie ;* rapide dans la jeunesse du limbe, elle ralentit dans la feuille adulte, étalée. Dans la feuille vieille, l'accumulation cesse et se mue en une élimination lente.

2. L'accumulation, surtout dans la jeunesse du limbe, est un phénomène qui résulte de *mouvements contradictoires, se produisant chaque jour*. C'est surtout le matin jusqu'à 12-14 heures que la teneur en pigments augmente. Dans la soirée et durant la nuit, elle s'abaisse au contraire souvent faiblement.

3. *Les deux chlorophylles ne participent pas exactement de la même manière au mouvement général* : l'accumulation, puis l'élimination lente, se produisent de telle sorte que **le rapport entre les quantités de chlorophylles a et b s'abaisse constamment**.

Au début, dans la période d'accumulation, il y a toujours beaucoup plus de chlorophylle *a* que de *b* ; mais ensuite, cette dominance – qui persiste cependant jusqu'à la mort de la feuille – tend à s'atténuer. Ceci tient au fait que, jusqu'à l'âge adulte de la feuille étalée, la chlorophylle *b* s'accumule relativement plus vite que la chlorophylle *a* ; et qu'ensuite, dans la feuille vieillissante, la chlorophylle *a* a tendance à disparaître relativement plus vite que la chlorophylle *b*.

4. Tous ces changements se produisent tandis que *l'état des liaisons (protéines-chlorophylles)* se modifie. Au début de l'accumulation pigmentaire, la liaison – mesurée par les propriétés de solubilité – est lâche : c'est la période de croissance de la jeune feuille, correspondant à l'élaboration des protéines et des pigments et à l'établissement de la structure des chloroplastes. A la fin de l'accumulation, la liaison devient forte : la feuille est adulte, dotée de chloroplastes parfaitement constitués. Ensuite, avec l'élimination pigmentaire, la liaison tend à se relâcher, sans doute en concordance avec des modifications nouvelles du contenu protidique.

II. LES MODIFICATIONS DU MÉTABOLISME CHLOROPHYLLIEN AU COURS DU DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE JUSQU'À LA FLORAISON

Bien que les limbes successifs que nous venons d'étudier (entre la 8^e et la 14^e-16^e feuilles) ont le même type d'évolution du contenu pigmentaire au cours de leur croissance et de leur vieillissement, ils ne s'enrichissent cependant pas en chlorophylle au même degré. On constate au contraire que, dès les premières feuilles de la plante, la teneur en pigment change d'un limbe à l'autre. L'évolution est certaine. Elle aboutit, de feuille à feuille, à une transformation profonde du mode d'accumulation pigmentaire à l'approche de la floraison.

1. L'évolution de la teneur en pigment de limbe à limbe à partir du semis.

Comme nous venons de le voir, une feuille quelconque, à la phase végétative du développement du fraisier, contient au moment de son étalement, à l'âge adulte, une quantité de pigment qui constitue pour elle un maximum.

Nous avons mesuré ce maximum pour chaque feuille successive, depuis les cotylédons, en procédant de deux manières :

D'une part, nous avons étudié les feuilles les unes après les autres, au fur et à mesure

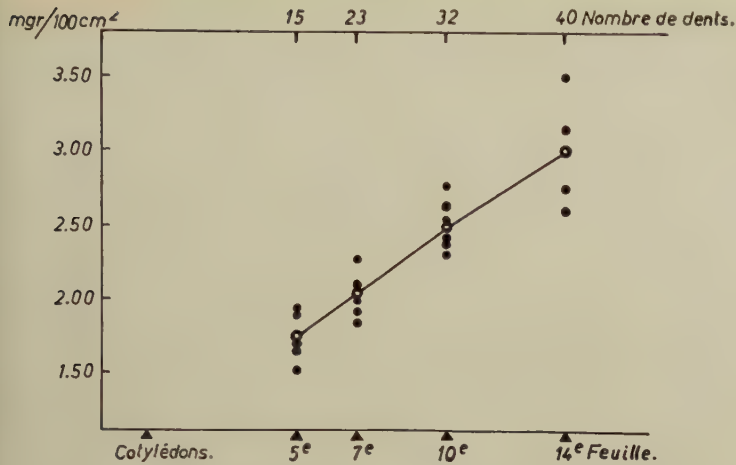
TABLEAU XX

*La teneur en chlorophylle des diverses feuilles de 4 séries de plantes
de plus en plus avancées dans leur développement.*

(Les chiffres entre parenthèses donnent le numéro d'ordre des feuilles;
les mesures sont faites en juin-juillet.

On a mis en italique la teneur maxima observée dans chaque série de mesures; en mg/100 cm²).

Numéro des séries	1	2	3	4
Feuilles à la période de jeunesse	1,64 (10)	1,64 (11)	2,31 (12)	2,58 (16)
Feuilles à la fin de la période de jeunesse	1,80 (9)	2,41 (10)	2,52 (11)	2,72 (15)
Feuilles à la période adulte	1,99 (8)	2,39 (9)	2,73 (10)	3,01 (14)
Feuilles à la fin de la période adulte	1,71 (7)	1,96 (8)	2,31 (8)	2,69 (13)



Diagr. 12. — Existence d'une évolution du contenu en chlorophylle d'une feuille à l'autre, à la phase végétative du développement. Les diverses mesures sont faites dans des feuilles adultes. Chaque point représente une mesure.

qu'elles apparaissent au cours de l'année, à partir d'un semis de mai, en plein air; d'autre part, nous avons étudié les diverses feuilles à une même période de l'année, sur des semis différents qui sont parvenus, au moment des mesures, à des stades distincts de leur développement.

La seconde méthode élimine les erreurs qui pourraient provenir de changements dans le milieu ambiant. Elle oblige à considérer les différences observées comme étant réellement en rapport avec l'ordre des feuilles qu'on étudie. Nous l'avons employée à quatre reprises, toujours avec les mêmes résultats.

Un de ces résultats est donné au tableau XX. Il concerne quatre séries de plantes à différents stades, dont les teneurs en pigments foliaires sont mesurées à un même moment, en juin-juillet.

Dans la première série, la 10^e feuille pousse; la 9^e est en train de s'étaler et la 8^e s'étale largement. Dans la deuxième série, plus hâtive, la 11^e feuille pousse; la 10^e s'étale et la 9^e est adulte. Dans la troisième série, plus hâtive

encore, la 12^e feuille pousse, etc...; et enfin dans la quatrième série, la 16^e feuille pousse, etc...¹

On constate régulièrement que la teneur maxima de chaque série est trouvée, soit dans la feuille qui s'étale (série 2), soit, plus généralement, dans la feuille adulte (séries 1, 3 et 4). La feuille jeune, comme celle parvenue à la fin de la période adulte est toujours moins chlorophyllienne. Pareille disposition correspond à l'évolution normale des teneurs au cours de la croissance du limbe à la phase végétative.

Cependant, l'examen du tableau fait apparaître un fait nouveau tout à fait évident.

La 8^e feuille (série 1), lorsqu'elle est adulte, a visiblement moins de chlorophylle que la 9^e feuille au même âge (série 2); la 9^e feuille en a moins que la 10^e; la 10^e, moins que la 14^e, etc... Pourtant les extraits sont faits en même temps dans les mêmes mois de juin et juillet.

De très nombreuses mesures reprises au diagramme 12 prouvent que la capacité d'accumulation des feuilles à l'égard des chlorophylles change ainsi de l'une à la suivante.

Dans les cotylédons, la teneur maximum, correspondant à l'âge adulte, est forte.² Elle

1. Il va de soi qu'à quelque instant qu'on la considère, la plante porte non seulement des ébauches de feuilles, mais encore des feuilles jeunes en train de croître, des feuilles plus âgées en train de s'étaler, des feuilles adultes largement étalées, des feuilles sénescences.

2. L'impossibilité de cueillir à l'emporte-pièce, à cause de la faible surface des cotylédons, introduit, dans ce cas, une imprécision. Les mesures ont été faites en extrayant une série de cotylédons couvrant 3 cm² de surface dans 100 cm³ d'acétone à 80 %. Nous avons repris l'opération avec soin à plusieurs reprises; nous avons mesuré les poids frais et les poids secs : chaque fois — que l'on rapporte au poids frais, ou au poids sec, ou à la surface — les cotylédons accusent une forte teneur maximum.

s'abaisse d'environ 1/3 dans la 1^{re} feuille. Le taux maximum reste bas dans les feuilles successives jusqu'aux environs de la 5^e. Puis, insensiblement, il augmente avec une grande régularité à partir de la 7^e-8^e feuille. Progressivement, on atteint avec la 14^e feuille, une valeur maximum élevée, analogue à celle trouvée au départ dans les cotylédons.

Jusque là, la teneur de chaque feuille s'est modifiée dans le cadre d'un métabolisme où le pigment s'accumule jusqu'à l'âge adulte des limbes, puis tend à s'éliminer lentement. Pour chaque feuille, les teneurs maxima sont celles de l'âge adulte.

Au-delà de la 14^e-16^e feuille, il n'en va plus de même; une transformation se produit.

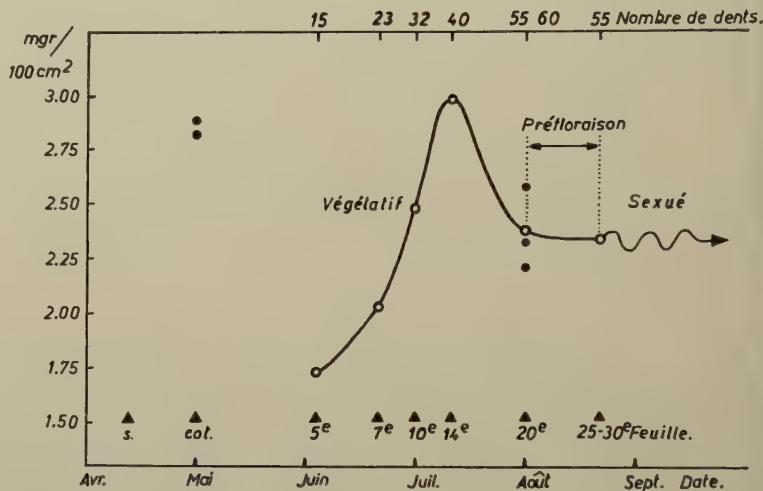
2. Le mode d'accumulation des pigments dans la feuille au-delà de la 14^e-16^e feuille.

La formation des feuilles au-delà de la 14^e-16^e coïncide toujours avec l'apparition de propriétés nouvelles.

D'abord, les pigments tendent à s'accumuler moins vite au cours de la jeunesse des feuilles.

Alors qu'à la 14^e feuille, la teneur en chlorophylle augmente rapidement de l'état jeune à l'état adulte, jusqu'à la valeur maximum de 3,00 mg/100 cm², à partir de la 16^e feuille, l'augmentation de la teneur devient lente dans la jeunesse, au point qu'à la 25^e feuille, juste avant la floraison, on atteint seulement un peu plus de 2,25 à 2,50 mg/100 cm² à l'étalement de la feuille (voir diagr. 13).

En même temps, on constate une autre transformation : la teneur, qui s'abaissait régulièrement dans la feuille sénescente, reste stationnaire. Cette particularité commence à se marquer dès la 17^e-18^e feuille (tableau XXI) Elle s'accroît au fur et à mesure qu'on s'approche de la 20^e feuille et s'exagère encore par la suite lorsque la plante évolue vers la



Diagr. 13. — Évolution du contenu moyen des feuilles adultes successives, depuis le semis (s) jusqu'à la sexualisation dans les conditions normales de culture en plein air (jours longs).

On voit que la teneur des feuilles adultes s'abaisse juste avant la préfloraison, puis après le passage à l'état sexué.

floraison – le niveau de la formule dentaire étant fixé autour de 50 dents. A ce moment, non seulement les limbes ne perdent plus de pigments lorsqu'ils vieillissent au-delà de l'état adulte, mais ils continuent à en accumuler.

Ces deux changements : ralentissement net de l'accumulation du pigment dans la jeunesse des limbes, joint à la continuité de cette accumulation au-delà de l'étalement, conduisent, dans le limbe vieillissant, à des teneurs maxima de l'ordre de celles observées à la 14^e feuille. La 14^e feuille contient au maximum environ 3,00 mg de chlorophylle/

TABLEAU XXI

Quelques exemples d'évolution des teneurs au cours du vieillissement des feuilles lors du passage de la phase végétative à la préfloraison, puis à la floraison (en mg/100 cm²).

	N° des feuilles	(1) Feuilles à la période adulte	(2) Feuilles sénescentes ou à la fin de la période adulte	(2 — 1)
Plantes végétatives	10	2,36	2,15	— 0,21
	12	2,36	2,19	— 0,17
	14	3,37	2,25	— 1,12
Préfloraison	16	2,47	2,30	— 0,17
	18	2,57	2,52	— 0,05
	20	2,22	2,24	+ 0,02
Début de la floraison	24	2,34	3,02	+ 0,68
	26	2,12	2,90	+ 0,78

100 cm², à l'état adulte ; on retrouve à peu près la même valeur au cours de la vieillesse des 24^e-26^e feuilles.

Cette situation, tout à fait nouvelle, est le présage sûr de la floraison imminente de la plante.¹

III. LE MÉTABOLISME CHLOROPHYLLIEN CHEZ LES PLANTES EN FLEURS

La floraison correspond à l'installation définitive de l'accumulation lente — mais continue — des pigments dans la feuille qui pousse, s'étale, puis vieillit. Ce caractère est accompagné de quelques autres. Nous les décrivons successivement.

1. Il faut noter que les changements décrits se produisent sans que les autres aspects de l'accumulation pigmentaire en paraissent affectés : les variations journalières sont intactes ; il n'y a pas de modification indiscutable de la valeur du rapport $\frac{a}{b}$; le degré de fixation des chlorophylles aux protéines reste inchangé.

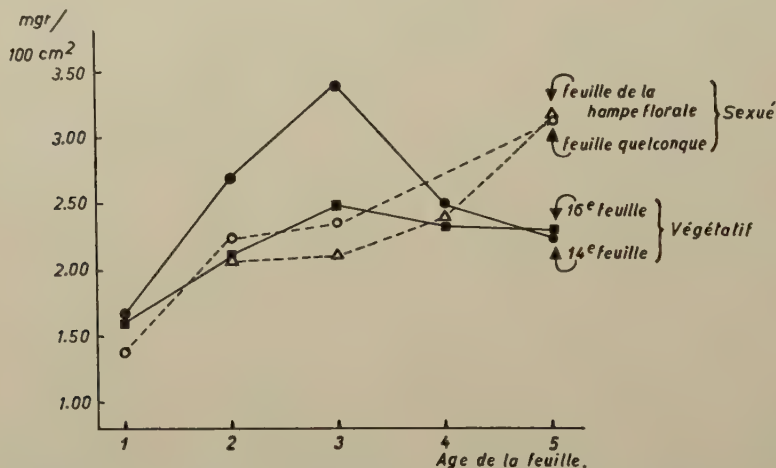
1. La teneur en pigments chlorophylliens totaux au cours de la croissance des feuilles de la plante en fleurs.

Lorsqu'on regarde en plein champ une plante abondamment fleurie, à la deuxième année de végétation (toutes les feuilles ont entre 50 et 60 dents), on est frappé par la couleur intensément verte des vieux limbes, tandis qu'avant la sexualisation (avant la 17^e-18^e feuille) les vieux limbes deviennent pâles. Les mesures montrent que les vieilles feuilles de la plante en fleurs, affaissées contre le sol et partiellement recouvertes par le feuil-

lage exhubérant du végétal, sont plus chlorophylliennes que les feuilles étalées à la lumière, au centre du bouquet.

Le diagramme 14 compare l'évolution de la teneur au cours de la croissance foliaire, d'une part chez les plantes en fleurs, et d'autre part, à la fin de la phase végétative du développement (14^e et 16^e feuilles).

de différences fondamentales dans le fonctionnement des feuilles, selon qu'elles appartiennent à une plante qui se trouve à la phase végétative du développement (les feuilles ont alors moins de 50 dents!) ou qui est au contraire parvenue à la phase sexuée de son développement (les feuilles ont alors entre 50 et 60 dents et la plante fleurit!).



Diagr. 14. — Variation de la quantité de chlorophylle totale au cours de la croissance des feuilles, selon que la plante se trouve à la phase végétative ou à la phase sexuée du développement.

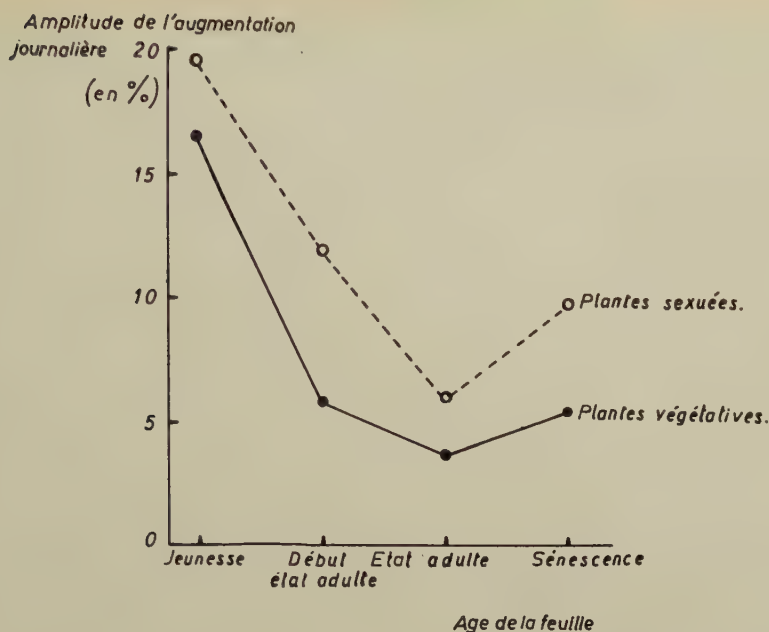
Chez la plante en fleurs, l'accumulation est ralentie à l'étalement de la feuille. En outre, une fois l'étalement dépassé, l'accumulation persiste constamment. L'augmentation continue de la teneur, au-delà de l'étalement jusqu'à la sénescence, est de l'ordre du mg/100 cm². La teneur de la vieille feuille est un maximum situé aux environs de 3 à 3,5 mg/100 cm².

La lenteur de l'accumulation des pigments dans les jeunes feuilles et au cours de l'étalement, suivie de la persistance de l'accumulation durant le vieillissement, est un phénomène frappant. Nous l'avons toujours observé chez les plantes en fleurs, en culture normale, en plein champ. Il met en relief l'existence

2. L'ampleur des variations journalières de la teneur en chlorophylle chez la plante en fleurs.

L'accumulation lente et continue depuis la jeunesse de la feuille se produit, chez la plante en fleurs, avec des fluctuations journalières parfaitement notables.

On trouve journallement, entre 8 h. du matin et 14 h., une première période où la teneur en pigments augmente, suivie d'une autre où la teneur tend au contraire à s'abaisser pendant la fin de l'après-midi et la nuit. L'intensité de l'augmentation journalière varie avec l'âge des limbes; forte dans la jeunesse,



Diagr. 15. — Comparaison de l'amplitude des mouvements journaliers de teneur en chlorophylle, chez des plantes végétales d'une part et chez des plantes sexuées, d'autre part. L'amplitude est plus grande chez les plantes sexuées, à tous les âges foliaires.

elle diminue au fur et à mesure qu'on progresse vers l'étalement, puis la vieillesse.

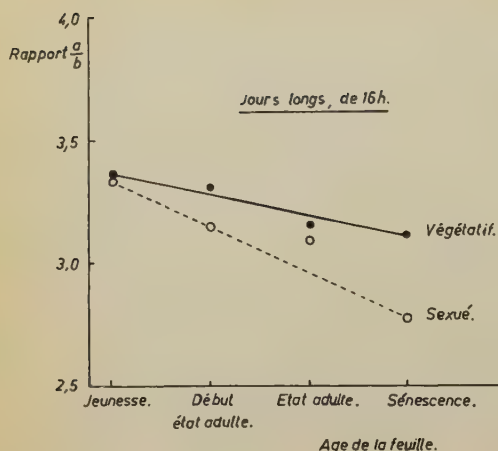
Cependant, les variations journalières, bien qu'analogues à celles qu'on observe à la phase végétative, n'en sont pas identiques. La différence la plus marquée regarde l'amplitude de la synthèse matinale. La diagramme 15 donne le pourcentage d'augmentation matinale calculé par rapport à la teneur à 8 h. du matin, d'une part, chez des plantes végétales, et d'autre part, chez des plantes en fleurs. Quel que soit l'âge, le pourcentage d'augmentation est plus élevé chez les plantes sexuées.

3. Le rapport entre les quantités de chlorophylles *a* et *b*, chez la plante en fleurs.

Le processus d'accumulation progressive et continue des pigments totaux dans la feuille

qui pousse, s'étale, puis vieillit, ne se produit pas de la même manière pour les deux composants *a* et *b*. La quantité de chlorophylle *b* tend à augmenter de jour en jour, relativement plus que la quantité de chlorophylle *a*. Il en résulte que le rapport $\frac{\text{quantité de chlorophylle } a}{\text{quantité de chlorophylle } b}$ s'abaisse lentement. Le rapport moyen est de 3,33 chez la jeune feuille; il passe à 3,13 chez la feuille qui s'étale, puis à 3,08 chez la feuille largement étalée, jusqu'à atteindre finalement 2,76 chez la vieille feuille.¹ Dans ce dernier cas, on trouve parfois des chiffres particulièrement bas, jusqu'à 2,50. Généralement, de la jeunesse à la vieillesse foliaire, l'abaissement représente environ 15 à 20 % de la valeur

1. Ces valeurs sont des moyennes de plusieurs dizaines de mesures.



Diagr. 16. — Effet du passage à l'état sexué sur l'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$ au cours du vieillissement foliaire.

initiale. Dans ce mouvement de chute, l'étalement se situe à mi-chemin.

Le diagramme 16 compare les rapports $\frac{a}{b}$ chez les plantes végétatives d'une part, et chez les plantes en fleurs, d'autre part. Toutes les valeurs moyennes du rapport sont plus basses après la sexualisation. La différence se marque à peine dans la jeune feuille; elle s'accroît dans la feuille qui s'étale et devient très forte dans la feuille vieille.

On ne trouve jamais chez la plante végétative les valeurs exceptionnellement basses qui se rencontrent dans la vieillesse foliaire chez la plante en fleurs. La plante sexuée se distingue par là nettement.

4. L'extractibilité des pigments chez la plante en fleurs.

D'une manière générale, chez la plante en fleurs comme chez la plante végétative, la proportion des pigments libres passant dans l'éther de pétrole est forte dans la jeune feuille. Elle s'abaisse dans la feuille qui s'étale, pour remonter dans la feuille étalée et surtout dans la feuille vieille.

En valeur absolue, toutes les feuilles de la plante en fleurs, y compris la feuille préflorale des hampes, présentent des pourcentages de pigments extractibles à l'éther de pétrole du même ordre que les feuilles des plantes végétatives (peut-être un peu supérieures). Les différences ne sont pas significatives.

La liaison des pigments aux protéines chloroplastiques ne semble pas être fortement modifiée par la sexualisation (tableau XXII).

TABLEAU XXII

Pourcentage de chlorophylle totale à l'état libre, mesuré par la méthode chromatographique chez des plantes en fleurs.

Date des mesures	Feuilles jeunes	Feuilles à la fin de la période de jeunesse	Feuilles adultes	Feuilles sénescences
9/7/53	69	29	36	29
15/7/53	75	30	36	53
7/8/53	52	36	44	55
16/8/53	54	37	41	44
Moyenne	62	33	39	45

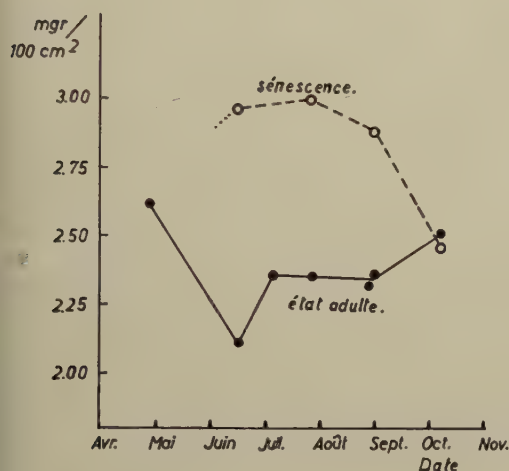
* * *

Les caractères originaux du métabolisme chlorophyllien de la plante en fleurs (accumulation lente et continue des pigments, amplitude relativement grande des mouvements journaliers, rapport $\frac{a}{b}$ bas), qui s'installent au moment de la première floraison, évoluent quelque peu tandis que la plante ne cesse de fleurir de mois en mois. L'évolution est en rapport avec la succession annuelle de périodes à floraison difficile (l'automne) et de périodes

à floraison abondante (l'été). Elle se répète de la même manière chaque année, durant toute la vie sexuée jusqu'à la mort du végétal.

Le diagramme 17 donne les teneurs observées aux divers mois de l'année dans les feuilles étalées et dans les vieilles feuilles correspondantes.

Au printemps, au moment du réveil de la végétation, les feuilles qui s'étalent ont des teneurs relativement élevées. Mais tout de suite, dès le mois de mai et surtout en juin, ces teneurs baissent. Elles se maintiennent à ce niveau bas jusqu'en septembre-octobre où elles s'élèvent à nouveau.



Digr. 17. — La teneur des feuilles adultes d'une part, et sénescentes d'autre part, à diverses époques de l'année, chez les fraisiers sexués.

Dans les vieilles feuilles, le processus est inverse. Basses au début du printemps, les teneurs s'élèvent aux mois de mai-juin, et se maintiennent à un niveau élevé durant tout l'été.

Les teneurs élevées des feuilles vieilles, en été, de mai-juin à septembre, correspondent à des teneurs basses chez les feuilles qui s'étalent. L'écart des teneurs entre les feuilles qui s'étalent et les feuilles vieilles est à ce moment maximum. C'est la pleine floraison et c'est aussi le moment où l'accumulation du pigment, ralentie dans la jeunesse, persiste le plus longtemps jusqu'à l'extrême vieillesse.

Au contraire, en automne ou au printemps, l'écart des teneurs entre les feuilles qui s'étalent et les feuilles vieilles est minime. En octobre, il peut même être inversé. C'est le moment de la floraison affaiblie.

La coïncidence entre le type d'accumulation de la chlorophylle dans la feuille et l'intensité de la floraison se marque aussi lorsqu'on mesure le rapport $\frac{a}{b}$. L'époque de juin-juillet,

florigène par excellence, correspond dans la vieille feuille à des rapports exceptionnellement bas : nous avons trouvé des chiffres voisins de 2,30 environ. On observe à cette époque, de la feuille jeune à la feuille vieille, des chutes du rapport de 25 à 30 %.

Notons que, cependant, l'amplitude du mouvement journalier de teneur montre, avec les saisons, des changements beaucoup moins clairs. Quant au pourcentage de pigments extractibles par l'éther de pétrole, il ne présente pas de variation saisonnière.

RÉSUMÉ

Dans l'ensemble, nos observations, réalisées dans les conditions normales de culture en plein air, obligent d'une part, à admettre l'existence d'un certain nombre de traits généraux du métabolisme chlorophyllien,

communs à toutes les feuilles de la plante végétative, et d'autre part, à constater certaines modifications de ces traits au cours du développement de la plante jusqu'à la floraison.

Les traits généraux peuvent s'énoncer comme suit :

1. *La teneur en chlorophylle totale varie constamment au cours de la croissance et du vieillissement de chaque limbe quel qu'il soit.*

2. *La variation globale de teneur est le résultat de changements se produisant d'heure en heure : chaque jour, la teneur augmente entre 8 h. et 12-14 h. Les variations sont fortes dans la jeunesse foliaire et s'atténuent ensuite.*

3. *Le rapport entre les quantités de chlorophylles a et b n'est pas constant.* Au contraire, pour toutes les feuilles, sa valeur s'abaisse lentement et régulièrement tandis que la feuille pousse et vieillit.

4. *Enfin, les chlorophylles ne paraissent pas constamment liées de la même manière aux protéines des chloroplastes.* La liaison est faible dans la jeunesse foliaire; elle devient beaucoup plus forte à l'âge adulte; dans la vieillesse, elle se relâche.

Quelques-uns de ces traits généraux se modifient avec l'avancement du développement :

1. De la germination jusqu'à la 14^e-16^e feuille, l'accumulation dans la jeunesse du limbe est régulièrement suivie d'une élimination au cours de la vieillesse. Il y a une teneur maximum à l'âge adulte, dans la feuille étalée.

La teneur foliaire maximum augmente progressivement d'une feuille à la suivante. A la 14^e feuille, elle est très élevée.

2. Après la 14^e-16^e feuille jusqu'à la floraison, les traits généraux se retrouvent d'abord intacts, mais, au fur et à mesure que le développement de la plante progresse, des

transformations se produisent dans les feuilles nouvelles. *Le pigment, au lieu de s'éliminer au cours de la vieillesse foliaire, tend au contraire à s'accumuler, et cette disposition correspond, dans la jeunesse, à une certaine lenteur de l'accumulation.*

3. La persistance de l'accumulation dans la vieille feuille s'établit définitivement après le passage à la phase de vie sexuée : **la plante en fleurs est la seule dont toutes les feuilles, sans exception, accumulent sans cesse de la chlorophylle, à un rythme relativement lent au moment de l'étalement du limbe, mais se renforçant et se maintenant jusqu'à l'extrême vieillesse.** Cette particularité est accompagnée d'une amplitude accrue des mouvements journaliers de teneur, jointe à un affaiblissement considérable du rapport $\frac{a}{b}$, surtout dans la vieillesse foliaire.

* * *

Il est remarquable qu'en plein air et en jours longs, le métabolisme propre à l'état sexué s'ébauche après la 16^e feuille, c'est-à-dire au moment même de la photophase physiologique dont nous avons reconnu l'existence dans la première partie; et qu'il s'affirme juste avant la floraison, pour se maintenir finalement durant toute la vie de la plante en fleurs avec des modalités d'autant plus typiques que la plante fleurit mieux, par exemple en juillet-août.

Un tel faisceau de coïncidences est si évident qu'on est autorisé à se demander si l'activité spécifique de la photophase – qui est indispensable à la mise en fleurs et qui requiert, comme nous l'avons montré, des conditions de milieu si absolument adéquates – ne consiste pas précisément, au moins en partie, en l'élaboration progressive de ce métabolisme pigmentaire si particulier.

CHAPITRE II

Le métabolisme de la chlorophylle dans les conditions de jours courts

Puisque le fraisier des quatre-saisons, qui est une plante de jours longs, présente en jours longs (de mai à septembre) un métabolisme chlorophyllien évoluant parallèlement à l'avancement du développement de la graine à la fleur, il convient maintenant d'examiner ce que devient ce métabolisme en jours courts, lorsque le fraisier de semis ne peut arriver à fleurir, même après plusieurs années de culture.

★ ★ ★

Nous étudions d'abord les effets des jours courts de 8 h. donnés à des étapes distinctes du développement :

- a) à partir de la 4^e feuille – durant toute la phase de vie végétative;
- b) à partir de la 16^e feuille – au début de la photophase;
- c) au-delà de la 25^e feuille – à la phase de vie sexuée.

Nous étudions ensuite les effets de quelques autres durées de jour.

I. APPLICATION DES JOURS COURTS DE 8 H A PARTIR DE LA 4^e FEUILLE

Nous disposons en mai d'une centaine de plantes à la 4^e feuille. Septante-cinq d'entre elles sont transférées en jours courts; les 25 autres restent en jours longs. A part la durée du jour, les conditions sont celles du plein air : température, qualité normale de la lumière, intensité lumineuse ordinaire, etc... En jours courts, le nombre de dents des feuilles finit par stationner à 40-45 dents et la floraison ne se produit jamais, tandis qu'elle a lieu en jours longs avec la 23^e-26^e feuille.

Après le passage en jours courts, la teneur en pigments ne paraît d'abord pas affectée, mais, vers la 6^e-7^e feuille, des transformations apparaissent. On constate alors que les nouveaux limbes restent pâles. La pâleur devient tout à fait évidente à partir de la 10^e feuille. Tandis que chez les témoins en 16 h., la teneur maxima tend à s'élever de limbe à limbe, en jours courts par contre, l'accumulation pigmentaire est stationnaire. Les variations journalières de teneurs sont inhabituelles et les

rapports entre les quantités de chlorophylles *a* et *b*, aberrants.

1. L'accumulation des pigments dans le limbe.

Le tableau XXIII donne deux exemples de teneurs mesurées dans une feuille qui pousse en 8 h. et les compare aux teneurs correspondantes du témoin. D'une manière générale, on ne dépasse pas en 8 h. les valeurs de 2 mg de chlorophylle totale par 100 cm², qu'il s'agisse d'un limbe jeune ou d'un limbe adulte, ou encore d'un limbe vieux.

Une fois installée, cette situation persiste. On la rencontre aussi bien à la 10^e feuille qu'à la 14^e, ou la 16^e; systématiquement, toutes les valeurs mesurées se situent en-dessous de 2,10 mg/100 cm² en 8 h. Les mesures nor-

males correspondantes en 16 h. vont jusqu'à 3 mg/100 cm².

Le tableau XXIII permet de voir que l'effet des jours courts sur l'accumulation est surtout nuisible dans le limbe à l'âge adulte et vieillissant. Les teneurs ne sont pas faibles en 8 h. dans la jeunesse foliaire, au contraire! C'est plus tard que l'accumulation faiblit.

De la jeunesse à la fin de la période de jeunesse, la teneur augmente en 8 h. d'environ 10 % de la valeur initiale, alors qu'en 16 h. elle progresse de 40 à 50 %. De la fin de la période de jeunesse à l'âge adulte du limbe étalé, la progression reste faible en 8 h. (de quelques % seulement), tandis que la normale donne 25 à 30 %. L'âge adulte est un maximum. Au-delà, la teneur s'abaisse jusqu'à la vieillesse. L'abaissement global est de l'ordre de 10 à 15 %. Il n'est jamais très marqué.

TABLEAU XXIII

*Effet des jours courts de 8 h
sur l'accumulation des pigments chlorophylliens dans les limbes en croissance.*

(En mg/100 cm²)

N ^o de la feuille	Age de la feuille	Teneur en 16 h	Teneur en 8 h	Différence (16 h — 8 h)
12 ^e feuille	1. Période de jeunesse	1,11	1,69	— 0,58
	2. Fin de la période de jeunesse	1,86	1,86	0
	3. Période adulte	2,36	2,06	+ 0,30
	4. Sénescence	2,19	1,89	+ 0,30
14 ^e feuille	1. Période de jeunesse	1,66	1,85	— 0,19
	2. Fin de la période de jeunesse	2,69	2,06	+ 0,63
	3. Période adulte	3,37	2,01	+ 1,36
	4. Fin de la période adulte	2,46	1,71	+ 0,75

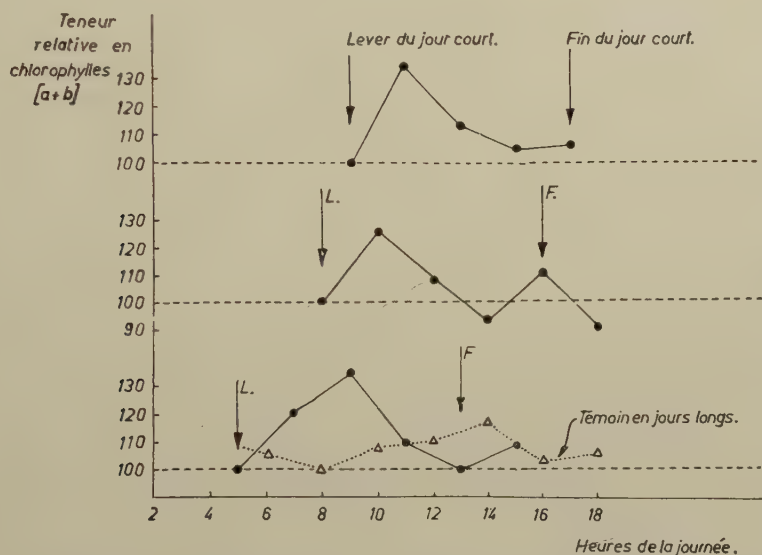
2. Les variations journalières de teneur.

Bien que le mouvement général de l'accumulation au cours de la croissance foliaire soit faible, il résulte, comme en 16 h., de fluctuations journalières nettes, comprenant une succession d'élévations et d'abaissements de la teneur.

Mais alors qu'en jours longs, l'élévation de teneur commence chaque jour plusieurs heures après le lever, en jours courts, elle se produit immédiatement, dès le lever. Elle dure 2 à 3 h.

tation, lorsqu'elle se produit, commence environ 2 h. avant le coucher, soit 6 h. après le lever. Elle ne dure pas longtemps (quelques heures). Par rapport au moment du lever, elle a lieu à la place même de l'augmentation normale en jours longs. Dès le début de la nuit, l'augmentation cesse. On assiste à ce moment à une chute qui ramène la teneur à un niveau bas. Puis c'est la stabilisation. Pratiquement, au lever du jour, la teneur est celle de la veille.

Globalement, l'équivalence, se répétant chaque jour, des mouvements alternes d'aug-



Diagr. 18. — Quelques exemples de variations journalières de la teneur observées en jours courts de 8 h. On voit que le lever du jour (L.) détermine l'augmentation immédiate de la teneur.

Son déclenchement dépend strictement du moment du lever : si le jour commence à 4 h. du matin, l'augmentation va de 4 à 6 ou 7 h. ; s'il commence plus tard, à 8 h., l'augmentation dure jusqu'à 10 h., etc... (diagr. 18). Dans tous les cas, 2 à 3 h. après le lever, on atteint un maximum. Ensuite, la teneur s'abaisse. Elle est redevenue faible 5 h. après le lever. Parfois, à la fin du jour, la teneur de chlorophylle s'élève à nouveau quelque peu. La deuxième augmen-

tation et de diminution de teneur conduisent jour après jour à une accumulation extrêmement lente des pigments dans la feuille.

Cependant, l'amplitude des mouvements eux-mêmes n'est pas faible. Au contraire, dans la jeunesse de la feuille, on trouve au lever des augmentations matinales valant en moyenne 42 % de la teneur initiale (alors qu'en 16 h. les augmentations sont de 16 % à 25 % seule-

ment - tableau XXIV). Au cours de la croissance du limbe, l'amplitude des variations

TABLEAU XXIV

Comparaison de l'amplitude de l'augmentation matinale de la teneur en pigments chlorophylliens chez la jeune feuille en 16 h de jour d'une part, et en 8 h de jour d'autre part (les plantes sont végétatives de part et d'autre).

	Augmentation matinale en 16 h de jour (en % de la teneur initiale) ¹	Augmentation matinale en 8 h de jour (en % de la teneur initiale) ¹
1	25	79
2	8	43
3	15	21
4	26	28
5	15	29
6	10	54
Moyenne	16,6	42

1. La teneur initiale est la teneur mesurée au seuil de la période d'augmentation (au lever du jour, en 8 h; 4 à 5 h après le lever, en 16 h).

diminue. Chez les feuilles adultes, elle rejoint les valeurs qu'on observe en 16 h.

3. Le rapport $\frac{a}{b}$.

Nous donnons au tableau XXV quelques exemples de valeurs correspondantes du rapport $\frac{a}{b}$ en jours courts de 8 h. d'une part, et en jours longs de 16 h. d'autre part. Les mesures sont faites à la même date, dans des feuilles adultes de même ordre. Chacune des valeurs obtenues en jours courts est supérieure

TABLEAU XXV

Valeurs du rapport $\frac{a}{b}$

dans 4 feuilles adultes correspondantes en 8 h et en 16 h de jour.

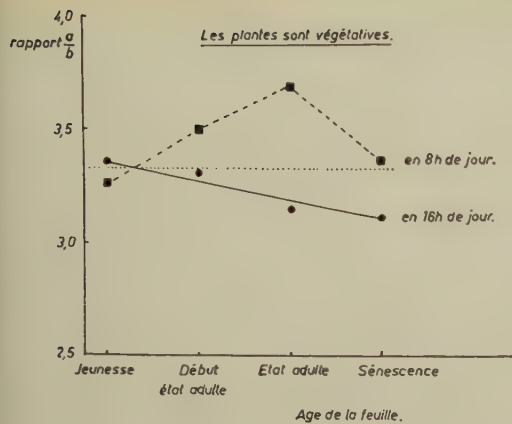
Dates des mesures	en 8 h de jour	en 16 h de jour	Différence (8 — 16)
28/6/54	3,53	3,07	+ 0,46
19/7/54	3,95	2,84	+ 1,11
30/7/54	3,84	3,11	+ 0,73
6/9/54	3,40	3,34	+ 0,06
Moyenne	3,68 (3,40—3,95)	3,14 (2,84—3,34)	+ 0,54

à la valeur correspondante en jours longs. La différence est parfois extrêmement nette, comme pour la mesure du 19.7; parfois elle est relativement faible, comme par exemple le 6.9.

Les rapports élevés en jours courts se retrouvent aux divers âges foliaires, à l'exception de la jeunesse (diagr. 19). A cet âge, les valeurs moyennes de $\frac{a}{b}$ sont à peu près équivalentes en 16 h. et en 8 h. (3,26 en 8 h.).

Au fur et à mesure que la feuille vieillit, le rapport augmente en jours courts tandis qu'il diminue constamment en jours longs. Dès l'étalement du limbe en 8 h., le rapport moyen passe à 3,49, soit une augmentation de 0,23 (3,30 en 16 h.). Dans le limbe adulte, le rapport est encore plus élevé : on passe à 3,68 (+ 0,42; en 16 h. : 3,14). Par la suite, dans la feuille vieille, le rapport $\frac{a}{b}$ s'abaisse un peu, à 3,45, mais il reste nettement supérieur à la valeur correspondante en 16 h. (3,10).

Les rapports $\frac{a}{b}$ élevés en 8 h. de jour, s'observent dans toutes les feuilles successives.



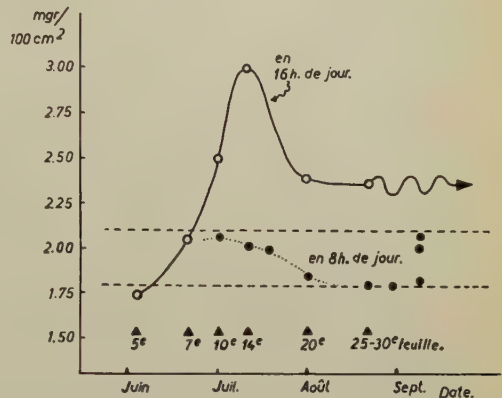
Diagr. 19. — Élévation du rapport $\frac{a}{b}$ dans les feuilles de divers âges, à la phase végétative du développement, sous l'action des jours courts, de 8 h. En pointillé, la limite entre les rapports de jours longs et de jours courts (située à 3,40 environ).

Ils expriment que le métabolisme des pigments en jours courts est caractérisé par une dominance relativement plus marquée de la chlorophylle a .

Ces particularités du métabolisme chlorophyllien des plantes cultivées en 8 h. à partir de la 4^e feuille se retrouvent pour toutes les feuilles aussi longtemps que dure le traitement par jours courts.

Le diagramme 20 montre que la teneur maximum à l'âge adulte des feuilles est constamment dans la même zone comprise aux environs de 1,80 à 2,10 mg/100 cm². C'est la stagnation la plus totale. Tous les limbes sont pareils et fonctionnent pareillement. Il n'y a pas,

comme en jours normaux de 16 h., la progression de la teneur maximum des limbes, de feuille à feuille jusqu'à la 16^e feuille. Au contraire, les changements de teneurs sont très atténués et orientés vers une légère diminution. Il faut cependant noter, à la 16^e feuille et parfois dans quelques feuilles suivantes, une tendance à la persistance de l'accumulation dans la feuille vieille. Encore, lorsqu'une pareille persistance se produit, elle est toujours faible et disparaît rapidement.



Diagr. 20. — Effet des jours courts de 8 h, sur la teneur en chlorophylle des feuilles adultes successives. Les jours courts sont appliqués à la 4^e feuille. Toutes les teneurs en 8 h sont comprises entre 1,80 et 2,10 mg/100 cm².

La stagnation du métabolisme des chlorophylles coïncide avec le maintien de l'état végétatif en 8 h. pour une durée indéfinie au niveau de 40-45 dents.

II. APPLICATION DES JOURS COURTS DE 8 HEURES A PARTIR DE LA 16^e FEUILLE

Lorsqu'on les applique à partir de la 4^e feuille, les jours courts de 8 h. empêchent la sexualisation; ils modifient les caractéristiques

du contenu pigmentaire et interdisent notamment les transformations qui coïncident en jours longs avec la mise à fleurs.

Nous nous proposons d'étudier maintenant l'effet des jours courts au moment où vont se produire ces transformations, durant la photophase, à partir de la 16^e feuille. La plante est alors très sensible aux jours courts qui bloquent aussitôt l'avancement du développement, empêchant la floraison cependant imminente.

Nous expérimentons comme suit :

Nous disposons en août d'une centaine de plantes parvenues au seuil de la photophase à la 16^e feuille. A ce moment, 75 plantes passent en jours courts de 8 h.; 25 autres restent en jours normaux (témoins).

Chez les témoins, les variations de teneur sont celles de la préfloraison. Par exemple, à l'état adulte, la 20^e feuille contient aux alentours de 2,50 mg/100 cm². On commence à constater parallèlement la persistance de l'accumulation dans la vieille feuille dont les teneurs sont comprises entre 2,40 et 2,60 mg/100 cm².

Chez les plantes transférées en 8 h., la teneur des nouvelles feuilles baisse immédiatement après le transfert. D'emblée, toutes les feuilles ont à l'état adulte une quantité de pigments comprise entre 1,80 et 2,10 mg/100 cm², c'est-à-dire dans l'étroite zone trouvée lors des transferts à la 4^e feuille.

Les teneurs maxima, toutes voisines de 2,0 mg/100 cm² se rencontrent souvent, non dans les feuilles adultes, étalées, mais plus tard au cours du vieillissement. On trouve, par

exemple, couramment le comportement suivant : au lieu d'augmenter de la jeunesse à l'étalement, la teneur, voisine de 1,90 à 2,00 mg/100 cm² au départ, s'abaisse jusqu'à 1,70 à 1,80 ou bien reste stationnaire à l'âge adulte. Ensuite, une faible accumulation a lieu.

Tandis que les teneurs en pigments des plantes en 8 h. se maintiennent ainsi de feuille à feuille à un niveau bas, le rapport $\frac{a}{b}$ s'élève.

La dominance relative de la chlorophylle *a* est absolument nette. La situation est ainsi exactement la même que lors des transferts à la 4^e feuille.

Les teneurs basses en pigments et les rapports $\frac{a}{b}$ élevés se maintiennent dans les feuilles aussi longtemps que la plante reste en 8 h. et ne fleurit pas. Rappelons que le fraisier fait dans ce cas quelques limbes anormaux, à nombre de dents très élevé (70-80 dents), parfois quadrifoliés; les limbes qui viennent ensuite ont aux environs de 40-45 dents.

L'expérience donne des effets identiques pour des transferts réalisés au début ou à la fin de la photophase. Il serait fastidieux de reprendre séparément chacun des cas, par ailleurs parfaitement semblables. Nous exposons immédiatement ce qui se produit lorsque le transfert en 8 h. a lieu après la floraison, chez la plante sexuée.

III. APPLICATION DE JOURS COURTS DE 8 HEURES SUR UNE PLANTE EN FLEURS DEPUIS LONGTEMPS

Cette fois, on laisse la plante fleurir dans les conditions normales. On lui applique des jours courts de 8 h. soit la première année, soit la deuxième année de floraison. Nous avons vu (1^{re} partie, chap. II, pp. 69 et suiv.), que dans les deux cas, l'intensité de la floraison diminue; la forme des hampes florales se modifie, etc...

La simple observation à l'œil nu indique, dès après le transfert, une pâleur inhabituelle contrastant fortement avec la couleur verte des anciennes feuilles : le contenu chlorophyllien change.

Comme dans le cas précédent, la transformation est rapide. Mais elle se présente, dans les nouvelles feuilles initiées en jours courts,

avec une ampleur et des aspects si caractéristiques qu'il convient de s'y arrêter.

1. L'accumulation de la chlorophylle dans le limbe.

On note immédiatement en 8 h. que, d'une façon générale, l'accumulation est fortement ralentie. Alors qu'on trouve de 3 à 3,5 mg/100 cm² dans les vieilles feuilles des plantes en fleurs cultivées normalement en jours longs, il y en a difficilement 2 mg chez les plantes en 8 h. L'effet des 8 h. est au moins aussi accentué, voire plus accentué à ce stade qu'à la phase végétative.

La faiblesse de l'accumulation se marque surtout au cours de l'étalement foliaire. On trouve d'abord dans la jeune feuille, des teneurs de 1,60 à 1,70 mg/100 cm², analogues à la normale. Mais ensuite, la quantité de pigments, un moment constante, n'augmente plus que faiblement à l'état adulte, puis au-delà. Au fur et à mesure du vieillissement, les feuilles en 8 h. accumulent très lentement, et leur teneur s'écarte ainsi progressivement de la normale en jours longs. La feuille vieille,

en 8 h., a près de 50 % de pigments en moins que la feuille correspondante du témoin en 16 h. (diagr. 21).

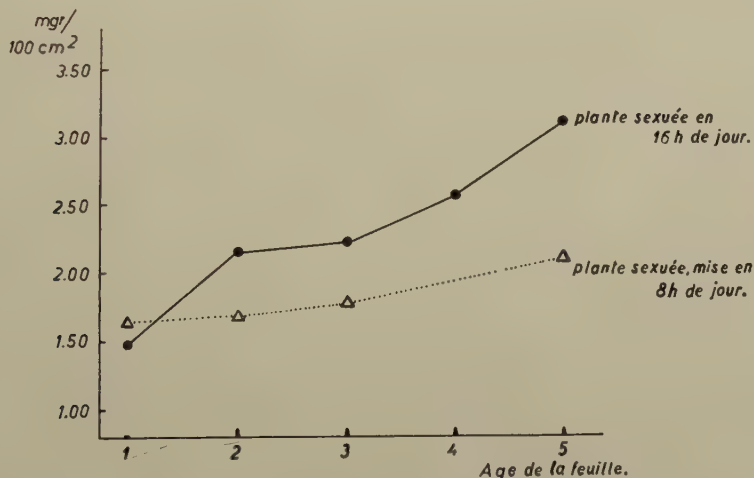
2. Les variations journalières de teneur.

Le peu d'ampleur de l'accumulation en 8 h. correspond à des fluctuations journalières cependant nettes. Chaque jour, la teneur augmente puis diminue selon une courbe analogue à celle qu'on trouve en appliquant des jours courts de 8 h. à la phase végétative. Les variations s'estompent à l'âge adulte et dans la vieillesse.

3. Le rapport $\frac{a}{b}$.

En même temps, dès le passage en 8 h. de jour, les valeurs du rapport $\frac{a}{b}$ se modifient.

On obtient d'emblée des chiffres exceptionnellement élevés. La feuille jeune donne en moyenne 3,72; lorsqu'elle s'étale : 3,70; à l'âge adulte : 3,89; dans la feuille vieillissante enfin : 3,62.



Diagr. 21. — Effet des jours courts de 8 h. sur l'accumulation de la chlorophylle totale dans les feuilles des plantes sexuées.

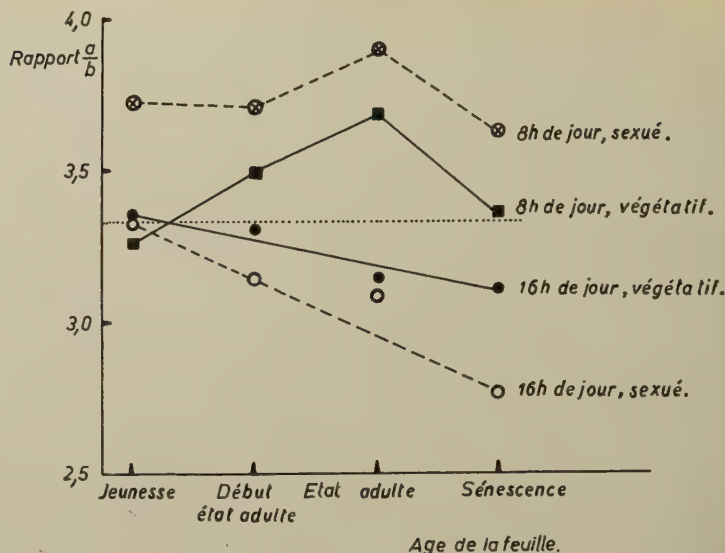
1 = jeunesse foliaire; 2 = fin de la période de jeunesse; 3 = état adulte; 4 = fin de l'état adulte; 5 = sénescence.

Ces valeurs sont extraordinaires, surtout dans les limbes adultes où on peut trouver souvent, pour telle ou telle mesure isolée, 4 fois plus de chlorophylle a que b ! Le rapport vaut, par exemple, 4,09 ou 4,07 !

Le diagramme 22 compare les chiffres du rapport $\frac{a}{b}$ chez des plantes en fleurs cultivées en 8 h. de jour, avec ceux qu'on trouve en jours longs : la dominance relativement plus forte de la chlorophylle a en 8 h. est tout à fait évidente.

On peut voir sur le diagramme 22 que les jours courts modifient plus fortement le rapport $\frac{a}{b}$ chez les plantes en fleurs qu'à la phase végétative.

Ceci vient du fait que, dans les conditions normales en jours longs, la sexualisation abaisse le rapport $\frac{a}{b}$ relativement à sa valeur



Diagr. 22. — Évolution du rapport $\frac{a}{b}$ moyen au cours de la croissance foliaire chez des plantes végétatives d'une part, et sexuées d'autre part, selon que le jour est long ou court. On voit que les jours courts relèvent toujours le rapport, surtout lorsque les plantes sont en fleurs.

à la phase végétative, tandis qu'en 8 h. de jour, la situation est renversée radicalement : les plantes sexuées ont un rapport plus élevé que les plantes végétatives.

RÉSUMÉ

Toutes nos mesures indiquent que le transfert en jours courts de 8 h., modifie le contenu en pigments chlorophylliens. On observe essentiellement les trois caractères suivants :

1. Une déficience de l'accumulation des pigments totaux ;

2. L'installation de mouvements journaliers de teneur caractérisés par une période d'augmentation commençant dès le lever du jour, et dont l'amplitude est grande ;

3. Une modification des rapports $\frac{a}{b}$, qui atteignent des valeurs supérieures à la normale de jours longs.

Ces trois modifications se retrouvent régulièrement, que les 8 h. soient appliquées à l'âge de la 4^e feuille, de la 16^e ou de la 20^e feuille, ou même après la floraison, mais avec des modalités légèrement différentes. Elles correspondent évidemment à un métabolisme pigmentaire tout à fait particulier.

A la 4^e feuille, le contenu pigmentaire de 8 h. s'installe d'abord lentement lors du transfert. Il se maintient ensuite constamment. Une sorte « d'état de stagnation » en résulte qui interdit toute évolution métabolique des pigments analogue à celle aboutissant, dans les conditions de jours longs, au régime propre à la vie sexuée. Parallèlement, la plante refuse de fleurir.

A la 16^e feuille, le passage en 8 h. a des effets semblables, mais plus rapides. Immédiatement, le contenu de 8 h. s'introduit, se répétant dans les feuilles successives. C'est à nouveau la stagnation. Tandis que l'évolution normale n'a pas lieu, la plante, qui s'apprêtait à fleurir, est maintenue à l'état végétatif.

Enfin, après la floraison, la réaction au transfert est la suivante : dès l'application des jours de 8 h., les teneurs s'abaissent fortement et le rapport $\frac{a}{b}$ s'élève d'une manière exceptionnellement nette. Cependant, l'accumulation persistante jusqu'à la vieillesse foliaire, se maintient. La plante reste fondamentalement sexuée, mais fleurit moins intensément.

Dans ces divers cas, le raccourcissement des jours touche toujours **simultanément** le métabolisme des pigments, le développement et la capacité à fleurir. On constate en jours courts, que la plante végétative est absolument incapable de réaliser, aussi bien les transformations de contenu pigmentaire, que les changements morphologiques qui devraient

normalement correspondre à la préparation de la floraison dans le méristème de la tige.

Il est significatif que, lorsque les jours courts de 8 h. sont appliqués à partir de la 4^e feuille, cette incapacité se base sur l'existence **préalable** – bien avant la 16^e feuille et au moins dès la 10^e – du métabolisme pigmentaire propre aux jours courts. L'installation de ce métabolisme, **avant la 16^e feuille**, constitue un obstacle infranchissable sur les voies de la floraison, comme si l'activité du fraisier, déviée de sa route normale, s'était orientée, sous l'influence de la photopériode inadéquate, dans une impasse dont elle ne peut sortir. Cependant, lorsque le fraisier a fleuri en jours longs, le métabolisme qui se constitue en jours courts, n'a plus d'autre action que de diminuer le nombre de fleurs et la fréquence des hampes.

On voit ici comment les durées des jours courts, de 8 h., qui empêchent la floraison d'une plante de semis, devient l'activité métabolique réglant la formation des pigments. Cette déviation ne permet pas l'entrée dans la photophase, au cours de laquelle les caractéristiques sexuées devraient normalement se constituer de feuille à feuille.

Il apparaît ainsi que **la non floraison est étroitement liée à la non élaboration et à la non évolution d'un contenu pigmentaire et d'un métabolisme de jours longs, et à la présence préalable d'un autre contenu, d'un autre métabolisme, de jours courts.**

IV. LE MÉTABOLISME DE LA CHLOROPHYLLE EN JOURS DE DURÉES DIVERSES COMPRISES ENTRE 8 ET 16 H

Nous avons vu dans la première partie (chap. I) qu'à la température normale du plein air, toutes les durées de jour inférieures à 11 h. empêchent la floraison du fraisier des quatre-saisons, tandis que les durées de 12 h. et plus le permettent.

On peut se demander si les particularités du métabolisme pigmentaire de 8 h. sont communes à toutes les durées de jour nuisibles à la floraison jusqu'à 11 heures, et si, de même, le métabolisme pigmentaire de 16 h. se retrouve à partir de 12 h. de jour et au-delà.

Nous avons fait deux expériences différentes : d'une part, nous avons appliqué des durées de jour comprises entre 8 et 16 h., à partir de la jeunesse de la plante, à la 6^e-7^e feuille; d'autre part, nous les avons appliquées sur des plantes adultes en fleurs depuis longtemps.

Dans le premier cas, les teneurs en pigments ont été mesurées sur la 10^e feuille, un à deux mois après le début du traitement; dans le second cas, elles ont été mesurées après deux mois d'application des différentes durées de jour.

Les résultats, très homogènes, peuvent être exposés simultanément.

1. L'ordre de grandeur des teneurs observées.

L'observation des séries à l'œil nu montre entre elles de fortes différences de coloration. Les plantes en 12 et 13 h. sont plus sombres que toutes les autres, recevant moins de 12 h. ou plus de 13 h.

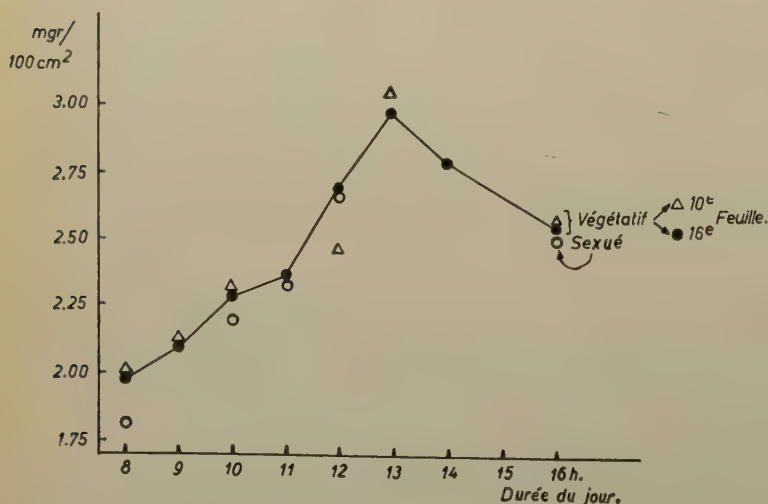
Nous donnons au diagramme 23 la teneur dans les diverses photopériodes, pour des

feuilles adultes comparables, la 10^e et la 16^e d'une part, et la feuille préflorale d'autre part. En 8 h. on trouve entre 1,80 et 2,00 mg/100 cm²; en 9 h. on passe à 2,00 mg/100 cm²; en 10 h., autour de 2,25. La progression est ainsi régulière jusqu'en 12 h. - 13 h. où les teneurs se situent aux environs de 2,50 jusqu'à 2,70 mg/100 cm², voire au-delà. Ensuite, en 14-16 h., la teneur diminue redescendant autour de 2,40 mg/100 cm². Notons que la 14^e feuille, qui précède - comme nous l'avons dit antérieurement - l'entrée de la plante dans la photophase, montre des variations plus fortes encore que la 10^e et la 16^e qui ont été choisies.

Une 1^{re} zone, où les teneurs augmentent, va de 8 à 12 h.; une 2^{me} zone, où les teneurs diminuent, va de 12 à 16 h. Dans la 1^{re} zone, plus le jour est long, plus les processus d'accumulation s'intensifient. Dans la 2^{me} zone, c'est l'inverse : plus le jour est long, plus les processus d'accumulation perdent de l'ampleur. La 1^{re} zone correspond approximativement à la zone des durées de jour qui maintiennent les plantes à l'état végétatif. La 2^{me} correspond aux durées de jour qui permettent de passer à la préfloraison, puis à la floraison.

Les dosages réalisés à n'importe quelle feuille au-delà de la 10^e conduisent à distinguer les mêmes zones de teneurs en pigments totaux.

C'est une propriété générale du métabolisme en 12-13 h. d'accumuler dans le limbe adulte plus de chlorophylle qu'en 16 h.; comme c'est une propriété du métabolisme en dessous de 12 h. (de 11 à 8 h.) d'en accumuler nettement moins. C'est toujours en 12-13 h. qu'il y a le plus de pigments.



Diagr. 23. — Le contenu en chlorophylle totale de quelques feuilles adultes dans quelques durées de jour comprises entre 8 et 16 h.

C'est entre 12 et 14 h. que le fraisier accumule le plus de pigment.

2. Les variations de la teneur au cours de la croissance des feuilles.

La teneur basse des feuilles adultes en 8 h. résulte de l'accumulation faible des pigments après la jeunesse du limbe.

Cette disposition du métabolisme en 8 h. existe aussi en 9 h., en 10 h. et en 11 h. : l'augmentation de teneur de la jeunesse et l'âge adulte exprimée en % de la valeur initiale est de 25 % en 8 h. (partie supérieure (A) du tableau XXVI); elle est de 40 % environ en 10 h. et en 11 h.

Mais dès qu'on atteint les 12 h. de jour, l'accumulation devient plus forte. En 12 h.,

la teneur augmente, de la jeunesse à la période adulte, de 82 % de la valeur initiale. En 13 h., de 85 %. Ensuite, l'augmentation conserve une valeur élevée : en 16 h. on progresse de 52 % de la valeur initiale.

Le tableau XXVI (partie supérieure - A) met bien en évidence, dans la jeunesse foliaire, l'existence de deux ordres de grandeur des vitesses d'accumulation : un premier, en deçà de 12 h. de jour, correspondant aux photopériodes défavorables au développement et à la floraison; et un second, au-delà de 12 h., correspondant aux photopériodes favorables. La distinction est nette, tant chez les plantes végétatives que chez les plantes sexuées qu'on

TABLEAU XXVI

Variations de la teneur en pigments chlorophylliens totaux au cours du vieillissement foliaire, d'une part chez des plantes végétatives, et d'autre part chez des plantes sexuées, cultivées en diverses durées de jour.

— en A : variation depuis la jeunesse jusqu'à la période adulte, exprimée en % de la teneur initiale de jeunesse.

— en B : variation depuis la période adulte jusqu'à la sénescence, exprimée en % de la teneur à la période adulte.

Age foliaire considéré	Longueur de jour appliquée	Plantes végétatives (14 ^e feuille)	Plantes sexuées depuis longtemps
A. De la jeunesse à la période adulte	8 h	+ 26	+ 22
	10-11 h	+ 41	+ 50
	12 h	+ 82	+ 85
	13 h	+ 85	—
	16 h	+ 52	+ 50
B. De la période adulte à la sénescence	8 h	— 4	+ 16
	10-11 h	— 4	+ 12
	12 h	— 20	+ 3
	13 h	— 11	—
	16 h	— 7	+ 36

cultive dans les diverses photopériodes expérimentées.

Cependant, dans les feuilles vieillissantes (partie inférieure (B) du tableau XXVI), le phénomène est moins évident. On assiste d'ailleurs, selon que les plantes sont végétatives ou sexuées, à la différenciation de deux comportements : chez les plantes végétatives, le vieillissement foliaire coïncide, dans toutes les durées de jour, avec une période d'élimination du pigment; tandis que, chez les plantes sexuées, il correspond régulièrement à une accumulation persistante. La persistance de l'accumulation est particulièrement nette en jours de 16 h., c'est-à-dire dans les conditions photopériodiques qui permettent la floraison optima (+ 36 %).

3. Les variations journalières de la teneur.

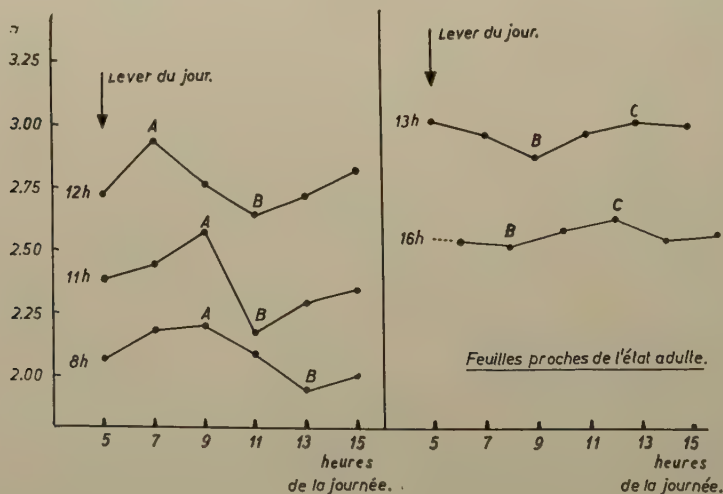
Les feuilles présentent des variations de teneur au cours de la journée dans toutes les durées de jour. Ces variations sont régulièrement les plus marquées dans les jeunes

feuilles. Leur allure générale varie selon la durée des jours.

En 8 h. de jour, dès après le début de l'éclairement, la teneur en pigments augmente; l'augmentation est active et rapide : elle atteint 40 % environ de la valeur initiale (voir pp. 117 et suiv.). En 9 h., l'augmentation se situe au lever, comme en 8 h.; il en va de même en 10 h., puis en 11 h. Mais en 12 h. de jour, l'augmentation au lever devient plus faible; une seconde période d'augmentation apparaît, 5 à 6 h. environ après le lever. Cette seconde période s'affirme dans les jours longs, de 13 h. et plus. Finalement, en 16 h., la seconde période persiste seule : l'augmentation au lever a disparu.

Le diagramme 24 illustre le déplacement des périodes journalières d'augmentation de teneur en rapport avec la durée des jours, dans la 16^e feuille.

Dans l'ensemble, on constate, en deçà de 12 h., dans la zone des durées de jour défavorables au développement et à la floraison — la nuit étant longue — un fonctionnement défini, caractérisé par la synthèse des pigments au



Diagr. 24. — Courbes des variations journalières de teneur en chlorophylle totale dans diverses durées de jours. En jours courts, la teneur s'élève dès le matin; en jours longs, 4 à 5 h. après le lever du jour.

lever; tandis qu'au-delà de 12 h., dans les photopériodes favorables – la nuit étant courte – la plante tend à ne plus synthétiser les pigments dès le lever, mais plus tard dans la journée.

4. Le rapport $\frac{a}{b}$.

Le rapport $\frac{a}{b}$ change lui aussi avec la durée des jours. Nous savons déjà qu'en jours courts de 8 h., il est plus élevé qu'en jours longs de 16 h., à toutes les étapes de la croissance de la feuille, sauf dans la prime jeunesse où les différences ne sont pas nettes.

Le tableau XXVII donne la valeur moyenne générale du rapport faite en considérant simultanément 4 âges foliaires (jeunesse, fin de la jeunesse; état adulte; vieillesse), dans quelques durées de jour.

Aussi bien chez les plantes végétatives que chez les sexuées – mais surtout chez ces dernières – le rapport, très élevé en 8 h., s'abaisse plus ou moins régulièrement au fur et à mesure que le jour s'allonge.

TABLEAU XXVII

*Valeurs du rapport $\frac{a}{b}$ moyen
en fonction de la durée des jours,
chez des plantes végétatives ou sexuées.*

(moyenne des mesures à 4 âges foliaires : jeunesse, fin de la jeunesse, état adulte, sénescence).

Longueur du jour appliqué	Plantes végétatives	Plantes en fleurs
8 h	3,44	3,73
10 h	3,32	3,60
11 h	3,35	3,60
12 h	—	3,45
14 h	3,27	—
16 h	3,22	3,08

Les durées de jour défavorables au développement et à la floraison ont des rapports élevés; les durées favorables, des rapports plus bas.

RÉSUMÉ

Ainsi, quel que soit l'aspect que l'on considère, les durées de jour se séparent en deux classes distinctes par les caractéristiques du métabolisme pigmentaire qu'elles conditionnent.

La première classe (de 8 à 11 h.; en deçà de 12 h.) a des teneurs en pigments chlorophylliens généralement basses; une accumulation pigmentaire lente dans la jeunesse foliaire (de la jeunesse à l'âge adulte); des mouvements journaliers à période de synthèse matinale; des rapports $\frac{a}{b}$ élevés.

La deuxième classe (en 12 h. et au-delà de 12 h. de jour) a des teneurs élevées; une

accumulation pigmentaire rapide dans la jeunesse foliaire; des mouvements journaliers à période de synthèse vers le milieu du jour; des rapports $\frac{a}{b}$ bas.

La première classe réunit trois caractères que nos expériences en jours courts de 8 h. ont déjà mis en évidence : c'est approximativement la classe des photopériodes défavorables au développement et à la floraison des fraisiers. La seconde classe, dont les caractères se rapprochent de ceux qu'on observe en jours longs de 16 h., est celle des photopériodes favorables. La charnière entre les deux classes se marque, à une heure près, aux alentours de 11-12 h.

La liaison entre le type de métabolisme pigmentaire, la durée des jours et les modalités du développement s'affirme clairement :

Il y a, dans une série de durées de jour, un type général de métabolisme, correspondant au développement normal et à la floraison; et, dans une autre série

de durées de jour, un autre type de métabolisme, correspondant au maintien des plantes à l'état végétatif.

Dans l'un et l'autre cas, les effets de la durée des jours s'exercent parallèlement sur la mise à fleurs et le métabolisme des pigments chlorophylliens.

CHAPITRE III

Le métabolisme de la chlorophylle dans les conditions de température constante (20 °C) et d'humidité de l'air à 80 % du phytotron

Les conclusions auxquelles l'étude du contenu en chlorophylles des fraisiers, tant en jours longs qu'en jours courts, nous a jusqu'ici conduit, sont en somme fort homogènes.

D'une part, lorsque les jours sont longs, on observe un certain métabolisme pigmentaire qui évolue, au cours de la photophase, d'un aspect « végétatif » à un autre « sexué ».

D'autre part, lorsque les jours sont courts, on trouve un autre métabolisme, différent du premier, totalement incapable de se transformer d'une manière adéquate; ce métabolisme persiste, et les plantes restent végétatives.

Dans les deux cas, la durée de jour contrôle à la fois le caractère du métabolisme pigmentaire et la marche du développement.

Dès lors, on est fondé de penser que, dans le cas du fraisier que nous étudions, un facteur, même secondaire, dont nous savons qu'il

affecte le développement, doit en même temps avoir une certaine action sur le métabolisme pigmentaire. C'est le cas, par exemple, de l'application de températures anormales (constante ou présentant des fluctuations aberrantes), dont nous avons montré qu'elles peuvent prolonger, même en jours longs, la durée de la photophase, retarder la floraison, et en réduire l'abondance.

Utilisant le phytotron, nous plaçons plusieurs séries de plantes dans divers régimes de température et d'humidité atmosphérique. Nous cultivons d'une part en température constante de 20 °C; l'humidité de l'air est fixée à 80 % et les autres facteurs du milieu sont ceux de plein air (longueur de jour, qualité et intensité lumineuse, nature du sol). Nous étudions d'autre part, quelques régimes anormaux de température variable.

*A. Le métabolisme chlorophyllien
en température constante (20 °C - 80 % d'humidité)*

Trois séries de plantes à la phase végétative de leur développement (8^e-14^e feuille) poussent, de mai à août-septembre, dans le phytotron. Elles sont comparées à des témoins cultivés en plein air.

La suite des limbes successifs donne une bonne image du métabolisme pigmentaire. Nous en dégageons les traits généraux, puis nous examinons l'évolution de ces traits au cours du développement jusqu'à la floraison.

I. LES TRAITS GÉNÉRAUX DU MÉTABOLISME CHLOROPHYLLIEN EN TEMPÉRATURE CONSTANTE

1. La variation des teneurs au cours de la croissance de la feuille.

On constate d'abord, d'une façon générale, que - comme c'est le cas à la température normale du plein air - la teneur en chlorophylle change au cours de la croissance de chaque feuille (tableau XXVIII). Les teneurs sont basses dans la jeune feuille, elles s'élèvent dans la feuille qui s'étale à la fin de la période de jeunesse, s'élèvent encore dans la feuille adulte, puis diminuent dans la feuille sénescence. Les mesures du tableau indiquent toutes un maximum de teneur dans la feuille adulte, sauf en juillet où le maximum est parfois situé à la fin de la période de jeunesse.

Cependant, si on considère les valeurs absolues, on rencontre un phénomène nouveau : tous les chiffres sont très faibles ; ils sont compris entre 1,5 et 2,5 mg/100 cm². Le tableau donne, au mois de juillet, dans une 14^e feuille, la teneur maxima de 1,81 et au mois d'octobre, dans la même feuille, la teneur de 2,06, alors que, dans la normale, le contenu maximum de la 14^e feuille dépasse toujours 3,0 mg/100 cm².

2. Les variations journalières.

Malgré leur faible quantité, les pigments s'accumulent dans les limbes à la suite d'une

série ininterrompue de fluctuations se produisant jour après jour. Le tableau XXIX rapporte 6 séries de mesures réalisées en juillet dans le phytotron, de 5 h. du matin (lever du jour) à 17 h. sur des feuilles de divers âges. Toutes les mesures situent un minimum de teneur vers 9 h. du matin. A partir de 9 h. du matin, la teneur s'élève. L'augmentation dure quelques heures, généralement 4 à 6 h. jusqu'aux environs de 13-15 h. Puis la teneur s'abaisse.

D'une manière générale, l'amplitude de ce mouvement est considérable.

Dans la jeunesse de la feuille, le tableau XXIX donne dans un cas une augmentation de 26 % de la teneur entre 9 et 13 h. ; et dans un autre cas, une augmentation de 69 % ! En moyenne, sur une dizaine de mesures, la variation représente 50 % de la teneur de départ à 9 h. du matin. C'est un chiffre fort élevé, beaucoup plus élevé que dans les conditions de plein air en jours longs.

Dans la feuille adulte, l'amplitude des variations journalières diminue. Nous donnons à nouveau deux cas extrêmes au tableau. Dans le 1^{er} cas, l'augmentation est de 7 % de la valeur initiale à 9 h. du matin ; dans le 2^{me} cas de 43 %. En moyenne, elle est de 20 % environ.

Dans la feuille sénescence, les variations sont du même ordre, environ 20 % en moyenne.

TABLEAU XXVIII

Variations de la teneur en chlorophylle au cours de la croissance de diverses feuilles, à la phase végétative du développement, dans le phytotron (20 °C constants) à différents mois de l'année (jours longs).

(a, b et c représentent 3 séries semées à des intervalles d'un mois; en mg/100 cm².)

Dates des mesures à la période de jeunesse	N° des feuilles	Période de jeunesse	Fin de la période de jeunesse	Période adulte	Sénescence
21/4	8 (a)	2,05	2,16	2,22 ¹	2,05
19/5	10 (a)	2,00	2,28	2,55	2,36
	8 (b)	2,37	2,55	2,59	2,40
26/6	12 (a)	2,00	2,21	2,31	2,23
	10 (b)	2,02	2,09	2,13	1,94
	8 (c)	1,47	2,01	2,25	1,82
31/7	14 (a)	1,64	1,75	1,81	1,64
	12 (b)	1,39	1,63	1,62	1,40
	10 (c)	1,40	1,92	1,89	
2/9	12 (c)	1,27	1,69	1,97	1,66
1/10	14 (c)	1,27	—	2,06	1,65

1. La teneur maxima observée au cours de la croissance de chaque feuille considérée est mise en italique.

Dans les deux exemples cités au tableau, l'amplitude de l'augmentation entre 9 et 13 h. est respectivement de 17 et de 36 %.

La grande amplitude des variations journalières dans le phytotron à 20 °C est un fait que l'on retrouve à tous les mois de l'année chez les limbes de divers ordres. Elle rapproche les plantes cultivées en jours longs en température

constante de celles cultivées en jours courts (voir 2^e partie, chap. II, pp. 117 et suiv.) en température variable.

Par contre, la position dans la journée de la période d'augmentation des teneurs – entre 8 et 9 h. du matin, 4 à 5 h. après le lever, et le début de l'après-midi – rapproche la culture en jours longs dans le phytotron, de la culture en jours longs dans les conditions normales.

TABLEAU XXIX

*Quelques exemples de variations, au cours de la journée,
de l'extinction d'extraits réalisés d'une manière identique.*

(La culture a lieu en juillet, en jours longs, à 20 °C constants et 80 % d'humidité atmosphérique;
extinction à 9 h du matin = 100.)

Heures des prélèvements	Feuilles à la période de jeunesse		Feuilles à la période adulte		Feuilles sénescences	
	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
5 h		119		126		145
7 h		111		103		105
9 h	100	100	100	100	100	100
11 h	101	113	101	143	109	117
13 h	169	103?	107	111	117	136
15 h	132	126	106	110	104	107
17 h	122		92		108	
Lendemain 9 h	122		106		104	

Cette caractéristique paraît dépendre de la durée des jours plus que du régime des températures.

3. Le rapport $\frac{a}{b}$.

L'évolution de la teneur en chlorophylle au cours de la croissance des limbes se produit différemment pour les deux composants *a* et *b*. Ceci est exprimé par l'évolution du rapport entre la quantité de chlorophylle *a* et la quantité de chlorophylle *b*.

Dans la feuille jeune, il y a 3,24 fois plus de chlorophylle *a* que de *b*. Lorsque la feuille est en train de s'étaler, le rapport s'élève : 3,32. Dans la feuille adulte, le rapport s'abaisse : 3,23; puis finalement, dans la vieille feuille, il tombe : 3,02. En gros, l'abaissement du rapport est analogue à celui décrit en jours

longs dans les conditions de température normale, en plein air, à la phase végétative (voir le diagr. 26, p. 135).

4. L'extractibilité des pigments.

Le tableau XXX concerne le pourcentage de chlorophylle libre – non fixée aux protéines – qu'on peut extraire par l'éther de pétrole.

On trouve dans la jeune feuille un pourcentage élevé (environ 50 %) de pigments libres. Ce pourcentage tombe à 29 % dans la feuille qui s'étale et s'élève ensuite quelque peu dans la feuille étalée, puis dans la feuille vieille. Le tableau XXX cite des chiffres semblables pour quelques séries d'expériences : les phénomènes sont identiques à ceux du plein air.

On voit que, dans l'ensemble, les traits généraux du métabolisme de la chlorophylle à

TABLEAU XXX

% de chlorophylle libre à la phase végétative du développement dans des feuilles de divers âges, appartenant à des plantes cultivées en jours longs dans le phytotron à 20 °C constants.

N° d'ordre des séries	Période de jeunesse	Fin de la période de jeunesse	Période adulte	Période sénescence
1	50	30	32	35
2	45	38	38	52
3	50	26	38	32
4	30	15	14	18
5	53	27	23	38
6	61	36	43	40
7	40	32	32	—
Moyenne	47	29	31	36

la phase végétative diffèrent peu dans le phytotron en jours longs de ce qu'ils sont en jours longs dans les conditions de température normale de l'extérieur :

1) au cours de la croissance des limbes le mouvement de la teneur comporte, comme dans la normale, deux périodes successives d'accumulation et d'élimination;

2) il y a, comme dans la normale, des variations journalières de teneur; en particulier, on trouve la même position des périodes d'augmentation et d'abaissement de la teneur au cours de la journée;

3) les rapports $\frac{a}{b}$ sont du même ordre que dans la normale;

4) il en va de même du degré de fixation des pigments.

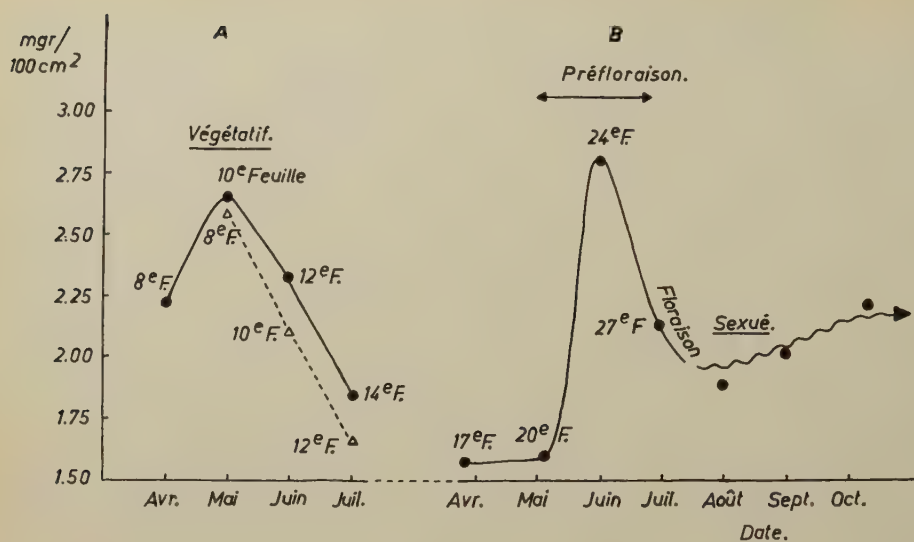
Cependant, il n'y a pas identité absolue entre le contenu des plantes à 20 °C et de celles qui sont à l'extérieur : d'une part, l'amplitude des mouvements journaliers de teneur est très grande dans le phytotron; et d'autre part, les quantités de pigments chlorophylliens qu'on y observe sont anormalement basses.

II. L'ÉVOLUTION DU MÉTABOLISME CHLOROPHYLLIEN AU COURS DU DÉVELOPPEMENT JUSQU'À LA FLORAISON EN TEMPÉRATURE CONSTANTE (20 °C)

Les traits généraux que nous venons de décrire subissent quelques changements au fur et à mesure que les fraisiers croissent. L'évolution se fait selon un mode original.

L'aspect le plus curieux est l'accentuation généralisée de la faiblesse des teneurs qu'on observe d'une feuille à l'autre au début du développement des plantes végétatives. Le diagramme 25 A donne les teneurs maxima des limbes successifs dans deux séries de plantes introduites dans le phytotron en mars-

avril. Dans l'une de ces séries, la culture à 20 °C constants commence à la 5^e feuille; dans l'autre, à la 8^e feuille. Dans les deux cas, l'évolution est la même : les teneurs, relativement élevées en mai, tendent à s'abaisser ensuite. Elles deviennent particulièrement basses en juillet, et restent basses jusqu'en septembre. Bien qu'on soit en jours longs, on finit par atteindre à ce moment des quantités de pigments de l'ordre de celles observées en jours courts dans les conditions de tempéra-



Diagr. 25. — Évolution de la teneur maxima en chlorophylle totale des limbes successifs au cours du développement des fraisiers dans la serre du phytotron (20 °C constants et 80 % d'humidité).

En A : évolution à la phase végétative telle qu'elle se présente d'avril à juillet.

En B : évolution au moment de la préfloraison (voir le texte).

ture normale. Les rempotages ne modifient pas la situation qui ne dépend pas d'un éventuel épuisement du terreau.¹

Aussi longtemps que les teneurs basses se maintiennent, il n'y a pas le moindre signe d'amorce de la préfloraison. La plupart des plantes croissent ainsi jusqu'aux environs de la 23^e feuille. Puis brusquement – bien que le milieu ne change pas – mais d'une manière

1. Il importe d'insister sur le fait qu'on observe parallèlement ce phénomène pour des plantes végétaives qui ne sont pas exactement au même stade de leur développement, entre la 10^e et la 20^e feuille. Ainsi, l'une des séries du diagr. 25 A est en mai à la 8^e feuille et la courbe commence à s'abaisser à ce moment. L'autre série en est à la 10^e feuille au même moment; elle donne pourtant une courbe analogue. C'est qu'il s'agit d'un processus dû essentiellement au maintien des plantes à la température de 20 °C ou plus exactement – comme nous l'indiquons plus loin (voir p. 137 et suivantes) – à la coïncidence de cette température avec la luminosité intense des jours d'été telle qu'on peut l'obtenir dans la serre du phytotron.

TABEAU XXXI

Évolution de la teneur au cours de la croissance des feuilles chez des plantes en fleurs, en jours longs, à 20 °C constants; 80 % d'humidité atmosphérique.

Date de la mesure	Période de jeunesse	Fin de la période de jeunesse	Période adulte	Période sénescence
23/6	1,33	1,75	2,09	2,33
26/7	1,12	1,68	1,86	1,75
1/9	1,33	1,83	1,97	1,70
7/10	1,37	2,10	2,17	1,55
Moyenne	1,28	1,84	2,02	1,83

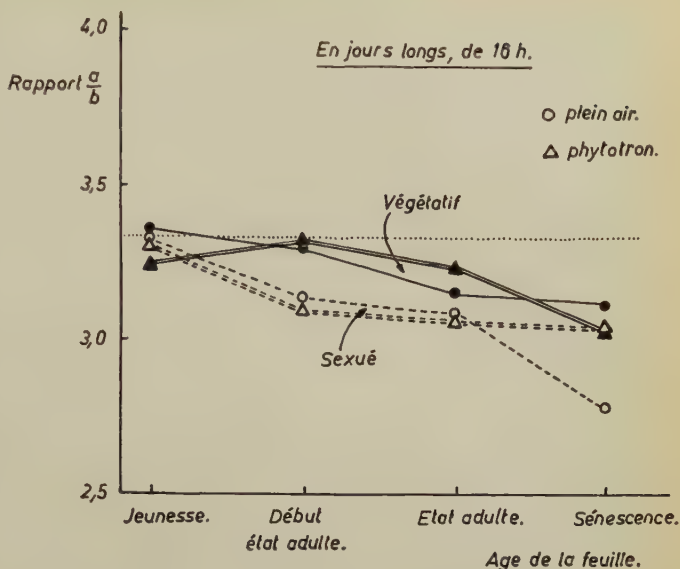
irrégulière, la teneur augmente chez certains individus. La préfloraison commence.

L'augmentation est très nette : en une quinzaine de jours, de nouvelles feuilles poussent (c'est la 22^e, puis la 23^e,... puis la 26^e feuille, etc.) chez lesquelles l'accumulation du pigment est extraordinaire. Elle persiste souvent durant plusieurs feuilles sans s'atténuer beaucoup.¹

Nous donnons sur le diagramme 25 B un cas particulièrement clair observé en 1954. La teneur maxima de départ des 17^e-20^e feuilles est dans ce cas aux environs de 1,50 mg/100 cm². Les feuilles sont presque blanches. Brusquement, à la 21^e feuille, la teneur s'élève; on trouve près de 2,75 mg à la 24^e-25^e feuille, soit presque deux fois la teneur initiale. L'élévation persiste pendant plus d'un mois. Puis, avec la 27^e feuille, la plante cesse d'accumuler; les nouvelles feuilles contiennent moins de pigments : leur teneur maxima se situe aux environs de 2,0 mg/100 cm². A ce moment, la floraison s'amorce, alors que la quantité de chlorophylle stationne à ce niveau.

Une fois déclanchée, la floraison continue de mois en mois. Elle correspond à un équilibre remarquable. On n'assiste plus jamais par la suite aux variations qui ont marqué la préfloraison. Dorénavant, l'ordre de grandeur du contenu pigmentaire reste stationnaire tout au long de la bonne saison, en jours naturels longs de 14 à 16 h. Constamment, les mesures donnent les mêmes chiffres fixés aux alentours de 2,0 mg/100 cm² dans la feuille adulte (tableau XXXI).

1. Nous avons décrit par ailleurs les caractéristiques si spéciales de cette période où l'augmentation de la teneur est accompagnée de plusieurs transformations très marquées : rougissement des jeunes limbes; atrophie des extrémités des folioles, etc.



Diagr. 26. — Évolution des valeurs du rapport $\frac{a}{b}$ au cours de la croissance foliaire, chez des plantes végétatives d'une part et sexuées d'autre part, selon qu'elles sont en plein air (température variable), ou dans la serre du phytotron (20 °C constants; 80 % d'humidité). On voit que les rapports sont à peine affectés par le régime des températures. Par contre, ils reflètent fidèlement l'état végétatif ou sexué des fraisières, aussi bien dans le phytotron qu'en plein air.

Les quantités de pigments sont régulièrement basses, beaucoup plus basses que dans les conditions normales de plein air : une feuille de la plante sexuée en plein air contient normalement jusqu'à plus de 3,0 mg de chlorophylle par 100 cm², tandis qu'on en trouve à peine 2,0 en température constante de 20 °C dans le phytotron.

A ces teneurs basses, qui distinguent si nettement la plante en fleurs cultivées à 20 °C constants, s'ajoute une autre particularité qui y est d'ailleurs probablement apparentée. Pendant la croissance foliaire, la teneur en pigments augmente d'abord de 40 à 50 % du début de l'étalement jusqu'à l'état adulte. Mais, lorsque l'on passe de l'état adulte à la vieille feuille, l'augmentation cesse généralement pour faire place à une diminution (tableau XXXI : mesure de juillet, septembre et octobre); parfois, on observe une très légère

augmentation dans la vieille feuille (tableau XXXI, mesure de juin). Il n'y donc pas, comme en plein air, persistance de l'accumulation dans la vieillesse foliaire : ce caractère de la floraison normale fait défaut.

Mais à côté de ces aspects qui distinguent les plantes en fleurs selon qu'elles fleurissent abondamment à l'extérieur ou péniblement dans le phytotron, il en est d'autres qui les rapprochent.

Ainsi de part et d'autre, l'accumulation des pigments résulte de fluctuations journalières. Il est inutile d'en reprendre la description : phase d'augmentation dans la journée entre 9 et 12-13 heures; amplitude élevée; atténuation de l'amplitude au cours du vieillissement foliaire.

De même, de part et d'autre, le rapport des quantités de pigments a et b est bas : il vaut 3,30 dans la jeune feuille; 3,09 dans la feuille

qui s'étale; 3,06 dans la feuille adulte étalée; 3,03 dans la vieille feuille.

Il est remarquable de constater (diagr. 26) combien ces chiffres sont proches de ceux qu'on trouve chez les plantes qui fleurissent en plein air et combien ils s'éloignent des chiffres de la phase végétative, dans le phytotron comme à l'extérieur. Il y a visiblement deux familles de valeur du rapport $\frac{a}{b}$, indépendantes des conditions de température, mais reflétant l'état végétatif ou sexué de la plante. ¹

1. Notons cependant qu'à la phase sexuée, les rapports a/b dans le phytotron diffèrent des rapports normaux sur un point au moins : dans le phytotron le rapport ne s'abaisse pas fortement dans la vieille feuille. Cette constatation est sans doute à relier au fait qu'à 20 °C constants, il n'y a pas persistance de l'accumulation pigmentaire au cours du vieillissement foliaire.

RÉSUMÉ

Ainsi, en utilisant le phytotron et en maintenant les fraisiers en jours longs à une température constante de 20 °C – les conditions d'éclairement étant absolument normales : lumière naturelle – c'est-à-dire en introduisant des troubles *limités* dans la marche du développement, nous constatons que *le contenu pigmentaire présente à la fois des aspects analogues à la normale du plein air en jours longs et des aspects qui en diffèrent.*

1. **D'une part**, on retrouve, à peu près inchangés, quelques traits du métabolisme normal en jours longs, par exemple, à la phase végétative, la même évolution de la teneur au cours du vieillissement foliaire; la même position dans la journée, entre 9 et 12 h. de la période de synthèse pigmentaire; les mêmes rapports $\frac{a}{b}$ bas, caractéristiques de la culture en jours longs.

La plante se développe d'ailleurs en passant

d'une manière individuelle par diverses transformations qui précèdent la floraison, et on observe comme à l'extérieur, quoique avec des modalités différentes, l'accumulation très forte des pigments au seuil de la préfloraison, ainsi que l'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$ avec la floraison.

2. **D'autre part**, certains autres traits du métabolisme sont modifiés :

a) L'amplitude des mouvements journaliers de teneur est grande, ce qui n'est pas normal en jours longs. A cet égard, le métabolisme du phytotron en jours longs, se rapproche de celui qu'on observe en jours courts dans les conditions de température normale.

b) de même, l'accumulation des pigments est très faible. Elle ne devient exceptionnellement forte qu'avec la préfloraison : à ce moment, les teneurs basses font brusquement

place à une accumulation exagérée qui se maintient quelque temps de feuille à feuille, tandis que la floraison finale tarde à se produire.

c) enfin, une fois sexuée, la plante présente à nouveau des teneurs basses. On ne constate jamais l'accumulation persistante dans la vieillesse foliaire, si caractéristique de l'état sexué normal. La floraison est d'ailleurs déficiente dans le phytotron.

Il semble bien que les traits métaboliques transformés par la culture à 20 °C constants,

sont en rapport avec le retard de la mise à fleurs et la floraison déficiente; tandis que les traits qui se maintiennent intacts expriment le fait que, de toute manière, la plante arrive tout de même à fleurir dans le phytotron.

En particulier, **l'évolution évidente du contenu pigmentaire à la préfloraison** – durant la photophase physiologique – **apparaît nettement solidaire du passage à l'état sexué**. La floraison paraît l'attendre : la plante ne fleurit jamais avant qu'on ne l'observe, mais toujours immédiatement après. Visiblement, cette évolution prépare la floraison. Elle lui est indispensable.

B. Le métabolisme

de la chlorophylle dans des conditions de température anormalement variables

La présence de teneurs basses en jours longs dans le phytotron (surtout en juillet-août) constitue la modification la plus sensible que la constance de la température introduit dans le métabolisme des pigments. On la retrouve tant à la phase végétative qu'à la phase sexuée, et elle ne s'estompe provisoirement qu'à la photophase. Les jours sont pourtant longs, absolument normaux en qualité et en intensité.

En quoi la température constante à 20 °C en été, produit-elle la baisse des teneurs pigmentaires ?

Une observation très simple oriente l'étude de cette question.

Il arrive que, dans une culture, certaines feuilles se couvrent l'une l'autre. Dans les conditions ordinaires, en champs, cet événement ne présente aucune importance. Il n'en va pas de même dans le phytotron, surtout en juillet-août : les parties ombragées contiennent toujours plus de chlorophylle que les autres. L'effet peut être obtenu expérimentalement : il suffit d'ombrager, pour voir la chlorophylle se concentrer, comme si à 20 °C dans

le phytotron, une lumière trop intense était nuisible à l'accumulation pigmentaire.

Il vient à l'esprit que la combinaison, durant les jours d'été, d'une température constante de 20 °C évidemment trop basse, avec l'intensité exceptionnellement forte de l'éclairement normal favorise un processus de dégradation des chlorophylles. L'expérience suivante a servi à tester cette hypothèse. On fait 4 séries qui diffèrent par les températures données de jour :

1. Une série témoin cultivée à l'extérieur : la température est normale (chaude) de jour et elle est normale (froide) de nuit.

2. Une série à température normale (chaude) de jour, mais avec une nuit anormale, relativement trop chaude : les plantes sont le jour à l'extérieur, et la nuit, dans le phytotron, à 20 °C.

3. Une série constamment maintenue dans le phytotron à 20 °C jour et nuit (80 % d'humidité) : la température est anormale (trop froide) de jour et elle est anormale (trop chaude) de nuit.

TABLEAU XXXII

Effet de la température donnée de jour d'une part et de nuit d'autre part, sur l'accumulation de la chlorophylle dans la 10^e feuille en juillet-août, en jours longs.

	Jour normal « chaud » (jusqu'à 30 °C)	Jour « froid » maintenu à 20 °C; 80 % d'humidité atmosphérique
Nuit normale froide (de 10 à 15 °C)	2,36 (1)	1,82 (4)
Nuit chaude maintenue à 20 °C; 80 % d'humidité atmosphérique	2,21 (2)	1,80 (3)

(Les chiffres représentent les teneurs maxima enregistrées dans les 10^e feuilles, en mg/100 cm²; entre parenthèses, les numéros des séries; voir le texte.)

4. Une série à température anormale (trop froide) de jour, mais avec une température normale (froide) de nuit : les plantes passent le jour au phytotron (20 °C), et la nuit à l'extérieur.

L'application des traitements commence à la 3^e feuille. On mesure les teneurs en chlorophylle à la 10^e feuille.

Le tableau XXXII donne les valeurs maxima observées dans cette feuille. Si le jour se passe à la température trop froide du phytotron, même lorsque la nuit est normale, comme dans la série 4, la chlorophylle ne s'accumule pas. Au contraire, si le jour se passe à la température normale chaude de

l'extérieur, même si la nuit est anormalement fixée à 20 °C, comme dans la série 2, la teneur s'élève. C'est donc le séjour pendant le jour à la température relativement froide de 20 °C qui détermine la faible teneur des feuilles en pigments.

★ ★ ★

L'action nuisible de la température de 20 °C donnée dans la journée, sur l'accumulation des pigments chlorophylliens s'observe même si cette température est appliquée pendant quelques heures.

Nous faisons, par exemple, les trois séries suivantes :

1. Une 1^{re} série est placée dans le phytotron à 20 °C de 8 à 12 h.
2. Une 2^{me} série, de 10 à 14 h.
3. Une 3^{me} série, de 12 à 16 h.

Le reste du temps, les séries subissent la température normale; en particulier, la nuit est normale, froide. Les traitements sont donnés à partir de la 3^{me} feuille.

Le symétrique de cette expérience consiste à cultiver des plantes constamment dans le phytotron à 20 °C et à passer à la température normale, chaude, de l'extérieur, à différents moments de la journée.

Nous faisons également trois séries :

1. Une 1^{re} série sort à l'extérieur de 8 à 12 h.
2. Une 2^{me}, de 10 à 14 h.
3. Une 3^{me}, de 12 à 16 h.

Ici aussi, les traitements sont donnés à partir de la 3^e feuille.

Le tableau XXXIII rapporte les chiffres des teneurs trouvées dans la 10^e feuille à l'état adulte (valeurs maxima).

Dans les trois cas où on a transféré pendant 4 h. chaque jour dans le phytotron à 20 °C, les teneurs sont basses. Au contraire, dans les trois cas où on a transféré pendant 4 h. à la température ordinaire « chaude », les teneurs sont élevées. Cela signifie que, d'une part,

TABLEAU XXXIII

Effet de la température donnée à différents moments de la journée sur l'accumulation de la chlorophylle dans la 10^e feuille, en juin-juillet, en jours longs.

(Les chiffres indiquent les teneurs maxima enregistrées, en mg/100 cm².)

	Nuit normale froide (de 10 à 15 °C)	Nuit maintenue à 20 °C 80 % d'humidité atmosphérique	
Jour maintenu à 20 °C; 80 % d'humidité atmosphérique de 8 à 16 h	1,80	2,21	Jour entièrement à la température normale jusqu'à 30 °C environ, de 8 à 16 h
Jour maintenu à 20 °C, 80 % d'humidité atmosphérique	2,05 2,04 1,89	2,48 2,31 2,11	le reste du temps à 20 °C de 8 à 12 h de 10 à 14 h de 12 à 16 h

dans les conditions normales de température, un court refroidissement à 20 °C, même pendant 4 h. dans la journée, est nuisible à l'accumulation du pigment, tandis que, d'autre part, dans les conditions de température maintenue constante à 20 °C dans le phytotron, même un réchauffement court de 4 h. dans la journée favorise l'accumulation.

Le tableau XXXIII indique qu'un réchauffement durant 4 h. donne à peu près le même résultat qu'un réchauffement plus long, de 8 à 16 h. chaque jour. De même, le refroidissement durant 4 h. abaisse le niveau d'accumulation des pigments à peu près à la valeur atteinte par un refroidissement plus long. L'extrême sensibilité des processus d'accumulation du pigment à la température dans la journée est évidente.

* * *

Ces résultats indiquent d'abord que le maintien des processus métaboliques pigmentaires normaux demande absolument, chez le fraisier, une température fluctuante, qui s'élève en tout cas au-delà de 20 °C dans la journée : *il est démontré que l'action de la température maintenue constante à 20 °C* – qui aboutit à une forte baisse de la teneur en pigments, – *s'exerce essentiellement pendant le jour, en liaison avec la perception de la lumière.*

Par ailleurs, on voit se confirmer la coïncidence entre le métabolisme pigmentaire et le cours du développement de la plante, puisqu'il apparaît que de brèves modifications de température pendant le jour – qui sont susceptibles, comme nous l'avons montré dans la 1^{re} partie (chap. III, pp. 72 et suiv.), d'accélérer ou de retarder quelque peu le passage à l'état sexué – agissent aussi dans une mesure notable sur le contenu en chlorophylle.

CHAPITRE IV

Le métabolisme de la chlorophylle dans des conditions comportant à la fois une courte photopériode et une température constante de 20 °C

Une autre confirmation de la liaison entre les modalités du développement et le métabolisme pigmentaire ressort d'essais où nous avons modifié simultanément la température et la durée des jours.

Nous les exposons très brièvement.

Nous venons de voir que la culture des fraisières en température constante, dans le phytotron en jours longs, correspond à la modification de plusieurs caractères métaboliques pigmentaires, mais aussi à la persistance de quelques autres qu'on trouve également à la température variable du plein air, lorsque les jours sont longs. C'est notamment le cas des rapports $\frac{a}{b}$, très voisins dans le phytotron et à

l'extérieur, et qui, dans ces deux conditions, s'abaissent à la floraison; de même que de certains aspects de l'évolution de la concentration en pigments, puisque, dans le phytotron comme à l'extérieur, on observe une forte accumulation au seuil de la préfloraison, suivie d'une dépression (se présentant un peu différemment de part et d'autre).

L'existence de ces traits communs du métabolisme des plantes en jours longs à l'extérieur

et dans le phytotron, suggère qu'en jours courts, de 8 h., on puisse voir se former dans le phytotron un métabolisme présentant au moins quelques analogies avec ce qui a été observé en 8 h. à l'extérieur. Autrement dit, on est amené à se demander si l'arrêt du développement par les jours courts dans le phytotron (voir 1^{re} partie, chap. IV) est basé, comme en plein air, sur l'installation d'un métabolisme qui porte le rapport $\frac{a}{b}$ à un niveau élevé, et qui empêche, à la préfloraison, l'évolution si caractéristique du contenu pigmentaire.

★ ★ ★

Nous procédons comme suit :

Nous semons dans le phytotron et nous transférons en jours courts (de 8 h.) à la 5^e feuille. La lumière est naturelle. Dans ces conditions, les plantes en jours courts poussent et se développent avec un certain retard jusqu'aux environs de la 16^e feuille. Ensuite, le développement s'arrête au niveau de 40-45 dents. La floraison ne se produit pas.

La mesure des quantités de pigments a lieu dans diverses feuilles après la 10^e. Les aspects les plus caractéristiques sont examinés successivement.

1. L'ordre de grandeur des teneurs et leur évolution au cours de la croissance des limbes.

L'ordre de grandeur des teneurs est donnée au tableau XXXIV. En gros, toutes les teneurs sont comprises entre 1,2 mg et 2,0 mg/100 cm². Ces valeurs sont analogues à celles qu'on trouve en jours courts de 8 h. lorsque la température est normale : 1,50 à 2,10 mg/100 cm². Elles sont régulièrement inférieures à ce qu'on obtient en jours longs à 20 °C (comparer dans les tableaux XXXIV et XXVIII les valeurs obtenues dans les feuilles correspondantes aux mêmes époques).¹

L'examen détaillé du tableau XXXIV montre des variations au cours du vieillissement foliaire. Quelle que soit la feuille consi-

1. Cependant, la constance de la température à 20 °C réduit l'écart qui sépare normalement les teneurs de jours courts de celles de jours longs. La différence est d'environ 10 à 20 %.

dérée, la teneur faible dans la jeunesse augmente au fur et à mesure de l'étalement jusqu'à l'âge adulte. Un maximum est alors atteint dans certains limbes (voir tableau XXXIV; mesure du 4 juillet); mais le plus souvent, la teneur continue à augmenter légèrement jusqu'à la vieillesse.

Pareille persistance de l'accumulation en 8 h. chez des plantes végétatives est un phénomène particulier aux conditions de température constante (20 °C). Il se produit rarement à la température normale, bien qu'on y constate souvent – comme nous l'avons signalé page 116 – que l'élimination pigmentaire dans la vieillesse foliaire n'est jamais très marquée.

2. Les variations journalières.

L'accumulation au cours de la croissance et de l'étalement des feuilles résulte – comme à la température ordinaire – de variations journalières. Ces variations sont analogues à celles qu'on trouve en plein air, en jours courts de 8 h.

Elles sont caractérisées, surtout dans la jeune feuille, par une courte, mais brusque période d'élévation de la teneur dès le lever du jour.

TABLEAU XXXIV

Variations de la teneur en chlorophylle au cours de la croissance des limbes en 8 h dans le phytotron à 20 °C constants.

(En mg/100 cm².)

Date de la mesure dans la période de jeunesse	N ^o de la feuille	Période de jeunesse	Fin de la période de jeunesse	Période adulte	Sénescence
5/6	10 ^o	1,21	1,52	1,47	1,60
4/7	12 ^o	—	1,68	1,85	1,79
4/8	14 ^o	1,37	1,56	1,63	2,06
2/9	16 ^o	1,26	1,59	1,75	1,89
1/10	18 ^o	1,45	1,64	1,82	1,88

L'amplitude du mouvement d'augmentation matinale peut atteindre, dans la jeunesse foliaire, jusqu'à 40 % de la valeur mesurée à la fin de la nuit. La croissance de la teneur dure environ 2 h. Elle est suivie, comme à la température normale, du mouvement inverse d'abaissement.

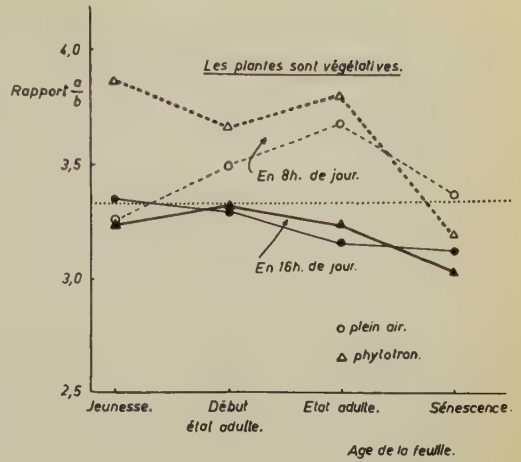
3. Le rapport $\frac{a}{b}$.

Enfin, comme en plein air, le rapport $\frac{a}{b}$ s'élève dans le phytotron quand les plantes sont transférées en 8 h.

L'élévation est absolument régulière. Elle apparaît clairement en comparant les chiffres moyens trouvés en 8 h., avec ceux trouvés en 16 h. dans les mêmes conditions de température constante (20 °C) :

Dans la jeune feuille, le rapport est en moyenne de 3,86 en 8 h., contre 3,24 en 16 h. Dans la feuille qui s'étale, il vaut en moyenne 3,66 en 8 h., contre 3,32 en 16 h. Dans la feuille adulte, il est de 3,79 en 8 h., contre 3,23 en 16 h. Dans la feuille vieille, 3,18 en 8 h. contre 3,02 en 16 h.

Remarquons que, dans l'ensemble, les chiffres en 8 h. à température constante (3,86; 3,66; 3,79; 3,18) sont souvent plus élevées que ceux qui leur correspondent en température variable (3,26; 3,49; 3,68; 3,45; - plantes en 8 h., en plein air, à la phase végétative du développement). Mais on retrouve, de part et d'autre, la même augmentation du rapport



Diagr. 27. — Effet de l'application des jours courts dans la serre du phytotron (20 °C constants; 80 % d'humidité) sur les valeurs du rapport $\frac{a}{b}$ au cours de la croissance foliaire, à la phase végétative du développement.

Le diagramme montre que le rapport s'élève en 8 h dans le phytotron, comme il le fait en 8 h en plein air.

lors du passage en jours courts, et le même type d'évolution au cours du vieillissement foliaire (voir diagr. 27). Il est en particulier très curieux qu'il y a toujours une chute de la valeur du rapport dans la vieille feuille en jours courts; dans le phytotron, la chute est un peu plus marquée qu'à l'air libre.

RÉSUMÉ

Ainsi, les principales transformations que nous avons constatées lors de la culture des plantes en jours courts de 8 h. dans les conditions normales de la température variable en plein air, se retrouvent identiques lorsqu'on effectue la même culture en température constante.

Quelle que soit la température, on observe en 8 h. de jour, dans le phytotron comme à l'extérieur, que :

- les pigments s'accumulent faiblement dans les limbes;
- leur teneur fluctue journellement d'une

manière particulière : *elle augmente dès le lever du jour, puis s'abaisse après quelques heures ;*

c) le rapport entre les quantités de chlorophylle a et de chlorophylle b s'élève anormalement.

Ces caractères du métabolisme de jours courts, de 8 h., paraissent essentiels ; ils coïncident, à 20 °C comme à l'air libre, à l'arrêt absolu du développement au niveau de 40-45 dents.

Dans les deux cas, en 8 h., au lieu de modifications métaboliques normales, on assiste, en phytotron comme à l'extérieur, à la répétition

continue de feuille à feuille d'un seul et même type de contenu. Toutes les feuilles fonctionnent les unes après les autres de la même manière anormale, et cette situation se maintient aussi longtemps que les plantes restent en jours courts. En même temps, la floraison ne se produit pas.

La coïncidence entre l'arrêt du développement en 8 h. et le type de métabolisme chlorophyllien qu'on y rencontre est tout à fait certaine : on ne peut guère échapper au fait qu'on l'observe constamment de la même manière dans nos diverses expériences.

CHAPITRE V

Le métabolisme chlorophyllien **lors du transfert de conditions anormales** **— défavorables au développement et à la floraison —** **dans des conditions normales — favorables**

L'existence de rapports entre la durée des jours, la température ambiante, l'avancement du développement et le métabolisme chlorophyllien ressort indiscutablement des faits. D'une part, dans diverses conditions de milieu anormales, le ralentissement et l'arrêt du développement coïncident avec l'installation d'un type de métabolisme plus ou moins profondément aberrant et stagnant. D'autre part, dans des conditions de milieu normales, du plein air, le déroulement régulier du développement correspond à un autre type de métabolisme se modifiant de la manière que nous avons décrite.

Il semble bien que le métabolisme pigmentaire normal de jours longs et de plein air, est le seul qui permette la réalisation rapide et complète d'une série de transformations s'amorçant à partir de caractères « végétatifs », et qui conduisent, durant la photophase, sur la base d'une teneur élevée en pigments, à l'installation progressive d'un métabolisme pigmentaire « sexué », différent à plusieurs égards.

Le lien entre la réalisation des transformations métaboliques, les conditions de durée de

jour et la mise à fleurs est clair, puisqu'un métabolisme pigmentaire de jours courts interdit totalement ces transformations, tandis qu'un métabolisme de jours longs les permet — non pas n'importe quand, mais au moment précis où se prépare le passage à l'état sexué. Tous nos résultats indiquent que, *dans la photophase*, dont le déroulement est par ailleurs très sensible à la durée des jours, *la plante réagit aux jours longs d'une manière décisive par l'élaboration d'un métabolisme nouveau — qui sera celui de la plante sexuée — sur la base de l'ancien (végétatif).*

Cependant, bien que la liaison entre les changements du métabolisme pigmentaire à la photophase et la mise à fleurs soient évidents, il convient de voir s'ils se réalisent nécessairement, lorsque après un séjour dans des conditions de milieu défavorables, les plantes sont remises dans des conditions ordinaires, de jours longs, en plein air, où elles reprennent leur développement et arrivent à fleurir.

Nous avons beaucoup travaillé cette question qui nous paraît cruciale. Nous avons expérimenté des retours de jours courts, de 8 h., en jours longs, de 16 h., soit dans le phytotron, soit à l'extérieur; ou encore des

retours du phytotron (à 20 °C constants) vers l'extérieur (à température variable). Ces retours ont eu lieu à différents moments du développement, soit durant la phase végéta-

tive, soit dans la photophase, soit même à la phase sexuée.

Nous exposons aussi brièvement que possible les résultats les plus démonstratifs.

I. LE MÉTABOLISME CHLOROPHYLLIEN LORS DU TRANSFERT DE JOURS COURTS EN JOURS LONGS A DIFFÉRENTS MOMENTS DU DÉVELOPPEMENT

Nous faisons trois groupes d'essais distincts par le moment de l'application des jours courts sur les plantes.

Dans le premier groupe, les jours courts, de 8 h., sont appliqués à la phase végétative, à partir de la 7^e feuille; dans le deuxième, les jours courts sont appliqués peu avant la pré-floraison, à la 15^e-16^e-17^e feuille; dans le troisième, les jours courts sont appliqués sur la plante sexuée, depuis longtemps en fleurs. Dans ces divers cas, après un certain séjour en jours courts, les fraisiers sont remis en jours longs.

Nous limitons nos mesures à deux aspects du métabolisme chlorophyllien : l'évolution de la teneur des feuilles en pigments totaux et les valeurs du rapport entre les quantités des chlorophylles *a* et *b*.

* * *

1^e expérience.

On applique les jours courts de 8 h. à la 7^e feuille.

On fait les 5 séries suivantes :

a. DEUX SÉRIES TÉMOINS :

- l'une restant constamment en jours longs de 16 h. (série 1);
- l'autre maintenue en jours courts de 8 h. (série 2);

b. TROIS AUTRES SÉRIES qui séjournent un certain temps en 8 h. à partir de la 7^e feuille, puis retournent en 16 h. :

- la première de ces séries reste en 8 h. pendant deux semaines (série 3);

- la seconde, pendant 4 semaines (série 4);
- la troisième, pendant 6 semaines (série 5).

On voit au tableau XXXV que les teneurs des témoins en 16 h. (série 1) se situent, dans la feuille adulte, étalée, entre 2,25 et 2,50 mg/100 cm², valeurs normales à la phase végétative du développement; les rapports $\frac{a}{b}$ sont tous bas, inférieurs à 3,40¹.

Par contre, les teneurs des témoins maintenus en 8 h. (série 2) sont constamment faibles (1,85 à 1,99 mg/100 cm²); les rapports $\frac{a}{b}$ sont élevés, supérieurs à 3,40; le métabolisme est anormal.

Le retour de jours courts en jours longs change la situation : le rapport $\frac{a}{b}$, élevé en 8 h., s'abaisse après le transfert en 16 h., tandis que les pigments chlorophylliens, dont le taux restait comprimé en jours courts, s'accumulent à nouveau intensément (tableau XXXV).

La nouvelle accumulation est particulièrement remarquable par sa rapidité. Une quinzaine de jours après le retour en 16 h., les quantités de pigments ont fortement augmenté.

Dans la série 3, où les plantes restent deux semaines en jours courts, on trouve, 15 jours après le retour en jours longs, une teneur de 2,83 mg/100 cm² dans la feuille adulte, supérieure à celle des témoins constamment cultivés en jours longs (2,29 mg/100 cm²).

1. Rappelons que cette limite sépare les valeurs du rapport a/b en 8 h et en 16 h, ainsi que nous l'avons établi dans les chapitres précédents (voir 2^e Partie, Chapitre II, diag. 19, p. 119).

TABLEAU XXXV

*Effet d'un séjour en jours courts (de 8 h) sur l'accumulation des pigments chlorophylliens après le retour en jours longs.
(Séries transférées = transf.)*

I. LES PLANTES SONT VÉGÉTATIVES.

Durée du séjour en 8 h des plantes transférées	Age des feuilles examinées	A. Quantités de pigments chlorophylliens totaux (en mg/100 cm ²)				B. Rapport entre les quantités de chlorophylle a et b			
		Témoins		Transf. (retour de 8 h en 16 h)	Diff. : transf. — tém. en 16 h	Témoins		Transf. (retour de 8 h en 16 h)	
		en 8 h (sér. 2)	en 16 h (sér. 1)			en 16 h (sér. 1)	en 8 h (sér. 2)		
2 semaines		4 sem. en 8 h	4 sem. en 16 h	2 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.3)		4 sem. en 16 h	4 sem. en 8 h	2 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.3)	
	feuille qui s'étale	1,92	2,01	2,59	+ 0,58	3,23	3,49	3,20	
	feuille étalée	1,85	2,29	2,83	+ 0,54	3,32	4,06	3,27	
4 semaines		6 sem. en 8 h	6 sem. en 16 h	4 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.4)		6 sem. en 16 h	6 sem. en 8 h	4 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.4)	
	feuille qui s'étale	1,94	2,15	3,31	+ 1,16	3,23	3,58	3,03	
	feuille étalée	1,99	2,52	2,64	+ 0,12	3,01	3,78	3,18	
6 semaines		8 sem. en 8 h	8 sem. en 16 h	6 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.5)		8 sem. en 16 h	8 sem. en 8 h	6 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.5)	
	feuille qui s'étale	1,88	1,93	2,45	+ 0,52	3,10	4,14	3,36	
	feuille étalée	1,92	2,31	2,71	+ 0,40	3,37	3,88	3,12	

La situation est la même chez les plantes qui séjournent en 8 h. pendant quatre semaines (série 4). Après le retour en jours longs, la teneur monte en 15 jours à 3,31 mg dans les feuilles qui s'étalent, et à 2,64 mg dans les feuilles adultes, contre 2,15 et 2,52 dans les feuilles correspondantes du témoin en jours longs.

De même, chez les plantes séjournant 6 semaines en 8 h., le retour fait grimper en 15 jours les teneurs à 2,45 mg/100 cm² dans la feuille qui s'étale, et à 2,71 mg dans la feuille adulte, alors que les mêmes feuilles du témoin maintenu en 16 h. ont respectivement 1,93 et 2,31 mg/100 cm².

L'effet est net. Dans les trois cas, le séjour préalable en jours courts provoque une reprise rapide de l'accumulation lors du retour en jours longs.

Cette reprise ne paraît pas être accélérée lorsqu'on prolonge la durée du passage en jours courts. Elle n'est pas moins forte pour un séjour de deux semaines que pour un séjour plus long, de six semaines : dans le cas d'un séjour de deux semaines, la teneur passe en 15 jours, dans la feuille adulte, de 1,80 mg/100 cm² environ en 8 h., à 2,83 mg (+53 %); tandis que dans le cas d'un séjour de six semaines, elle passe de 1,99 à 2,71 (+40 %). Il semble que l'activation de l'accumulation dépende seulement de l'installation préalable effective du métabolisme de jours courts.

Notons que les plantes transférées – qui, après l'expérience, n'en sont encore qu'à leur 13^e feuille – ont des teneurs très élevées, bien qu'elles soient à un stade végétatif. Malgré ces hautes teneurs, on ne voit pas s'organiser la permanence de l'accumulation dans la vieillesse foliaire, caractéristique du passage à l'état sexué. Au contraire, les pigments ne cessent pas de s'éliminer dans les vieilles feuilles. De plus, on retrouve bientôt, de feuille à feuille, les teneurs normales de l'état végétatif. La suite du développement se produit comme à l'ordinaire; la préfloraison, puis la floraison, ont finalement lieu avec les changements métaboliques caractéristiques qui ont été précédemment décrits.

Le passage en jours courts a provoqué lors du retour en 16 h., une brusque montée du contenu pigmentaire, mais tout rentre ensuite dans l'ordre.

* * *

2^e expérience.

On applique les jours courts à la préfloraison, à la 15^e-16^e-17^e feuille.

On fait à nouveau cinq séries : deux séries témoins, l'une en jours longs de 16 h. (série 1); l'autre en jours courts de 8 h. (série 2); et 3 séries qui séjournent en 8 h. un certain temps puis retournent en 16 h. La première de ces séries reste deux semaines en 8 h. (série 3); la deuxième, 4 semaines (série 4); la troisième, 6 semaines (série 5).

En jours courts, les teneurs en chlorophylle sont basses; le tableau XXXVI les donne après 4 semaines, 6 semaines et 8 semaines de jours courts. Les chiffres sont partout situés à l'âge adulte, dans la zone comprise entre 1,81 et 1,99 mg/100 cm². Les rapports $\frac{a}{b}$ sont élevés (en italique dans le tableau XXXVI).

En jours longs, on s'approche de la préfloraison : les teneurs sont d'abord élevées jusqu'à 2,87 mg dans la feuille adulte. Ensuite, c'est l'abaissement caractéristique, tandis que l'accumulation pigmentaire tend à devenir permanente dans la vieillesse foliaire. Les rapports $\frac{a}{b}$ sont constamment bas.

Comment réagissent les plantes qui, après avoir subi des jours courts, retournent en jours longs?

Dès le retour en jours longs, dans toutes les séries, le rapport $\frac{a}{b}$, élevé en 8 h., s'abaisse; en même temps, on observe une augmentation rapide de l'accumulation pigmentaire dans les feuilles.

L'augmentation se produit différemment selon les séries.

TABLEAU XXXVI

Effet d'un séjour en jours courts (de 8 h) sur l'accumulation des pigments chlorophylliens après le retour en jours longs (séries transférées = transf.).

II. LES PLANTES SONT A LA PRÉFLORAISON.

Durée du séjour en 8 h des plantes transférées	Age des feuilles examinées	A. Quantités de pigments chlorophylliens totaux (en mg/100 cm ²)				B. Rapport entre les quantités de chlorophylle a et b		
		Témoins		Transf. (retour de 8 h en 16 h)	Diff. : transf. — tém. en 16 h	Témoins		Transf. (retour de 8 h en 16 h)
		en 8 h (sér. 2)	en 16 h (sér. 1)			en 16 h (sér. 1)	en 8 h (sér. 2)	
2 semaines	feuille qui s'étale	4 sem. en 8 h	4 sem. en 16 h	2 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.3)		4 sem. en 16 h	4 sem. en 8 h	2 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.3)
		1,69	2,16	2,14	— 0,02	3,07	3,35	2,78
	feuille étalée	1,91	2,87	2,71	— 0,16	2,95	3,40	2,93
4 semaines	feuille qui s'étale	6 sem. en 8 h	6 sem. en 16 h	4 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.4)		6 sem. en 16 h	6 sem. en 8 h	4 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.4)
		1,59	2,01	2,55	+ 0,54	3,16	3,58	2,91
	feuille étalée	1,99	2,34	2,88	+ 0,54	3,34	3,63	3,34
6 semaines	feuille qui s'étale	8 sem. en 8 h	8 sem. en 16 h	6 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.5)		8 sem. en 16 h	8 sem. en 8 h	6 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.5)
		1,70	1,74	2,67	+ 0,93	2,75	3,71	3,21
	feuille étalée	1,81	2,15	3,49	+ 1,34	3,37	3,63	3,15

Lorsque les plantes restent deux semaines en jours courts, le retour en jours longs provoque en 15 jours une remontée de la teneur à 2,71 mg/100 cm². Entre le niveau de départ en jours courts (aux environs de 1,90 mg/100 cm²) et le niveau atteint, l'augmentation est de 41 %. La valeur obtenue est légèrement inférieure à celle à laquelle sont parvenus dans l'entretemps les témoins en jours longs.

Dans la suite, le métabolisme des plantes transférées se modifie comme celui des témoins en jours longs; on aboutit en même temps, de part et d'autre au fonctionnement sexué et à la mise à fleurs.

Lorsque les plantes restent 4 et 6 semaines en jours courts, dans les séries 4 et 5, les processus se déroulent d'une manière plus nette.

Dans la série 4, après 4 semaines de jours courts, la teneur est de 1,91 mg/100 cm² dans la feuille adulte en 8 h. Quinze jours après le retour en jours longs, on est passé de 1,91 à 2,88 mg/100 cm² : la teneur normale au seuil de la préfloraison est obtenue d'emblée.

Si les plantes étaient restées constamment en jours longs, elles auraient atteint ce niveau un peu plus tôt; elles ont stationné en 8 h. avec des teneurs basses. En quelque sorte, elles ont patiemment. Dès qu'on les remet en 16 h. elles font un bond. En 15 jours, l'augmentation est de 45 % de la teneur de départ.

Dans la série 5, les plantes stagnent en jours courts depuis 6 semaines autour de 1,90 mg/100 cm² au moment où on les remet en jours longs. (La forme des feuilles stationne constamment aux environs de 40-45 dents). Rien n'a été réalisé de l'évolution normale en jours longs. Le développement de la plante est stoppé. Le retour en 16 h. bouleverse l'état de stagnation. Il déclenche une augmentation rapide : en 15 jours, non seulement on atteint la teneur maximum des feuilles adultes au seuil de la préfloraison, mais on la dépasse largement sautant d'un bond à 3,49 mg/100 cm². L'augmentation est étonnante et jamais obtenue jusqu'ici : 92 % de la valeur initiale.

On a l'impression d'avoir contenu artificiellement un processus dont les éléments se sont

accumulés d'autant plus que le séjour en jours courts s'est plus longtemps prolongé au seuil de la préfloraison.

Aussi bien dans la série 4 que dans la série 5, les teneurs élevées sont provisoires. Elles sont suivies d'un abaissement lent jusqu'à l'état d'équilibre caractéristique du passage à la phase sexué du développement. La feuille adulte accuse alors 2,30 mg/100 cm² environ, mais l'accumulation se prolonge jusque dans la feuille vieille dont le niveau dépasse souvent 3,0 mg/100 cm².

* * *

3^e expérience.

On applique les jours courts sur des plantes en fleurs.

On fait à nouveau 5 séries : deux séries témoins, l'une restant en jours longs de 16 h. (série 1); l'autre en jours courts de 8 h. (série 2); et trois séries transférées qui, après avoir séjourné en jours courts, retournent en jours longs. La première de ces séries reste deux semaines en jours courts (série 3); la seconde, 4 semaines (série 4); la troisième, 6 semaines (série 5).

Chez le témoin en jours longs, le métabolisme est celui de l'état sexué. Les teneurs se situent à l'âge adulte aux environs de 2,30 mg/100 cm² (voir le tableau XXXVII); le pigment s'accumule dans la feuille vieille jusqu'aux environs de 3,0 à 3,5 mg/100 cm²; la rapport $\frac{a}{b}$ est bas, surtout dans la feuille vieille.

Par contre, en jours courts de 8 h., les jeunes feuilles qui s'étalent, accumulent péniblement la chlorophylle. A l'âge adulte, on plafonne autour de 1,80 à 1,90 mg/100 cm². La teneur est faible à tous les âges foliaires.

Le rapport $\frac{a}{b}$ est élevé (en italique dans le tableau XXXVII). La plante continue néanmoins à fleurir, mais plus faiblement (voir 1^{re} partie).

Dès qu'on retourne de jours courts en jours longs, le métabolisme de jours courts fait place

TABLEAU XXXVII

Effet d'un séjour en jours courts (de 8 h) sur l'accumulation des pigments chlorophylliens après le retour en jours longs (séries transférées = transf.).

III. LES PLANTES SONT EN FLEURS.

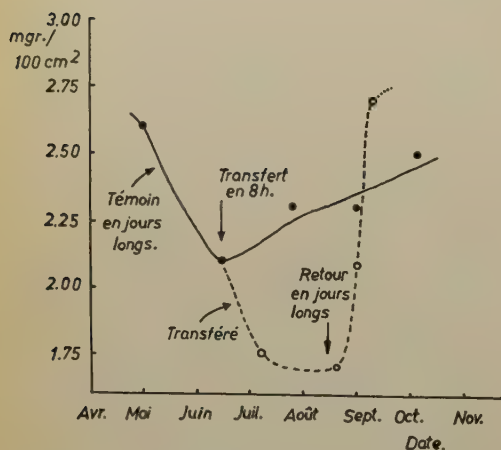
Durée du séjour en 8 h des plantes transférées	Age des feuilles examinées	A. Quantités de pigments chlorophylliens totaux (en mg/100 cm²)				B. Rapport entre les quantités de chlorophylle a et b		
		Témoins		Transf. (retour de 8 h en 16 h)	Diff. : transf. — tém. en 16 h	Témoins		Transf. (retour de 8 h en 16 h)
		en 8 h (sér. 2)	en 16 h (sér. 1)			en 16 h (sér. 1)	en 8 h (sér. 2)	
2 semaines	feuille qui s'étale	4 sem. en 8 h	4 sem. en 16 h	2 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.3)		4 sem. en 16 h	4 sem. en 8 h	2 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.3)
		2,12	2,12	2,53	+ 0,41	3,33	3,53	2,87
	feuille étalée	1,95	2,35	3,34	+ 0,99	2,92	4,07	2,83
4 semaines	feuille qui s'étale	6 sem. en 8 h	6 sem. en 16 h	4 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.4)		6 sem. en 16 h	6 sem. en 8 h	4 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.4)
		2,01	2,16	2,88	+ 0,72	2,73	3,57	3,31
	feuille étalée	1,83	2,59	3,08	+ 0,49	2,95	3,64	3,17
6 semaines	feuille qui s'étale	8 sem. en 8 h	8 sem. en 16 h	6 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.5)		8 sem. en 16 h	8 sem. en 8 h	6 sem. 8 h + 2 sem. 16 h (S.5)
		1,70	2,25	2,46	+ 0,21	3,32	3,75	3,27
	feuille étalée	1,80	2,31	2,79	+ 0,48	2,83	3,87	3,38

à celui de jours longs. Le rapport $\frac{a}{b}$, élevé en 8 h., s'abaisse. La teneur en pigments se relève. En 15 jours, les nouvelles feuilles adultes dépassent la normale : on trouve des teneurs de l'ordre de 3,0 mg/100 cm².

Il est remarquable que chez les plantes sexuées – comme c'était déjà le cas chez les plantes végétatives – l'allongement du séjour préalable en jours courts ne semble pas avoir d'effet activant sur le relèvement des teneurs.

Dans la série 3, qui reste deux semaines en jours courts, l'augmentation vaut 1,39 mg/100 cm² (de 1,90 environ à 3,34 mg); elle représente un progrès de 71 %. Dans la série 4 (4 semaines en 8 h.), elle est de 1,25 mg/100 cm² (de 1,95 à 3,08 – 60 % de progrès). Dans la série 5 (6 semaines en 8 h.) l'augmentation est de 0,99 mg/100 cm² (de 1,83 à 2,79 mg – 55 % de progrès).

Le diagramme 28 montre comment les teneurs ont varié en 1954 dans une expérience de longue durée, où les plantes sont restées



Diagr. 28. — Variation de la teneur en chlorophylle totale dans les feuilles adultes successives de plantes en fleurs, lors du passage en 8 h, puis lors du retour en jours longs après 8 semaines de jours courts. On voit que l'augmentation de la teneur au moment du retour est très rapide et qu'on dépasse presque immédiatement les valeurs du témoin.

8 semaines en 8 h. Le niveau atteint en 8 h. dans la feuille adulte est très bas : 1,70 mg/100 cm². On est revenu immédiatement, une quinzaine de jours après le retour en 16 h., au niveau de 2,69, ce qui représente une augmentation de 58 %.

Dans la suite, le métabolisme caractéristique de la phase sexuée, se rétablit dans son intégrité, tandis que la floraison, un moment perturbée, redevient normale et abondante.

* * *

Deux conclusions se dégagent :

1. D'une part, les trois expériences indiquent que *la reprise du développement, ou de la floraison, lors du retour de jours courts en jours longs, coïncide toujours avec le rétablissement du métabolisme normal de jours longs*. Dès le retour, les teneurs, basses en jours courts, s'élèvent; tandis que le rapport $\frac{a}{b}$, trop élevé, s'abaisse. En même temps, sur la base de ces transformations, le retour libère la plante végétative de la stagnation. Les feuilles successives cessent d'être des organes morphologiquement identiques (40-45 dents), fonctionnant l'un après l'autre de la même manière et on voit se réaliser en jours longs l'évolution métabolique caractéristique du passage à l'état sexué.

2. D'autre part, un fait nouveau, inattendu, est mis en évidence : *le séjour préalable en jours courts exaspère l'accumulation pigmentaire lorsque les plantes reviennent en jours longs*.

L'exaspération paraît indépendante, tant à l'état végétatif (1^{re} expérience) qu'à l'état sexué (3^e expérience), de la durée du séjour en jours courts; mais dans certains cas, par exemple dans la 2^{me} expérience, où les plantes sont en préfloraison, la durée paraît intervenir. Les résultats de cette expérience pourraient s'interpréter comme reflétant l'existence, au seuil de la préfloraison, de processus spéciaux dont les jours courts provoqueraient l'intensification progressive.

Remarquons par ailleurs que, dans nos trois expériences, l'exaspération de l'accumulation, lors du retour, est toujours éphémère; au bout

d'un certain temps, elle s'estompe et on retourne aux teneurs normales. Chez les plantes de la 2^e expérience, parvenues à leur photophase, ce mouvement coïncide avec la sexualisation, mais il n'en va pas de même chez les plantes de la 1^{re} expérience, encore fort

éloignées de la photophase : ces plantes restent végétatives durant une longue période après le retour en jours longs. On doit évidemment admettre que **le mouvement de teneur n'est pas susceptible à lui seul de provoquer la floraison.**

II. VARIATIONS DE LA TENEUR EN CHLOROPHYLLE LORS DU TRANSFERT DES CONDITIONS DE TEMPÉRATURE CONSTANTE DU PHYTOTRON (20 °C) DANS LES CONDITIONS VARIABLES DE PLEIN AIR

Nous venons de voir que les plantes en jours courts réagissent au retour dans des jours longs par le rétablissement du métabolisme chlorophyllien normal. Il en résulte la réalisation des transformations métaboliques caractéristiques du passage à l'état sexué.

Partant cette fois des effets du régime des températures sur le développement, nous proposons d'expérimenter sur des transferts à la température variable du plein air, après un séjour à la température constante du phytotron (20 °C).

Nous procédons essentiellement à deux catégories de transferts :

1. D'une part, nous opérons en jours longs, sans modifier la durée du jour. Nous cultivons des plantes en jours longs à 20 °C constants, dans le phytotron, à la lumière naturelle et pendant un certain temps, puis nous les transférons à l'extérieur. Seul le régime de température change : de constant, il devient variable.

2. D'autre part, nous cultivons des plantes en jours courts, de 8 h., dans le phytotron à 20 °C constants, puis nous transférons à l'extérieur, en température variable, en faisant deux séries : l'une reste en jours courts ; l'autre passe en jours longs. Dans ce dernier cas, le transfert modifie simultanément la température et la durée du jour.

Tous les transferts ont lieu à la phase du développement la plus sensible à la tempéra-

ture ambiante, qui est aussi la plus sensible à la durée des jours : durant la préfloraison.

1. Transfert, en jours longs, du phytotron à l'extérieur.

On dispose en mai dans le phytotron, à 20 °C constants, d'un lot de plantes parvenues, au seuil de la préfloraison. La durée des jours est de 14 h. La teneur en chlorophylle dans la feuille adulte est extrêmement faible : en avril-début mai, environ 1,60 mg/100 cm².

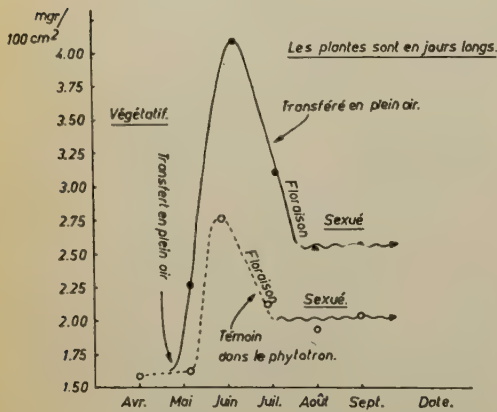
Le 1^{er} mai, on fait 2 séries de 50 plantes. La 1^{re} série reste dans le phytotron (témoin) ; la 2^{me} est transférée à l'air libre.

Dans la série témoin (diagr. 29), restant dans le phytotron, la préfloraison se déclanche vers la 20^e-22^e feuille. Brusquement, la teneur en pigments augmente. Le 25 mai, on trouve 2,75 mg/100 cm² dans la feuille adulte. Ensuite, c'est l'abaissement coïncidant avec la floraison qui commence le 3 juin. Fin juin, on est à 2,10 mg/100 cm² dans la feuille adulte. Fin juillet, la teneur est de 1,90. Fin août : 1,95 mg. Ces quantités sont faibles pour la phase sexuée, mais elles sont courantes dans le phytotron.

La 2^{me} série (diagr. 29) transférée à l'air libre, se comporte au départ, début mai, de la même manière que le témoin : la teneur augmente.

Mais on constate bientôt que l'augmentation est très considérable. Le 5 mai, on est déjà à

2,25 mg/100 cm² dans les nouvelles feuilles adultes. Fin mai, on dépasse 3,30 mg/100 cm² au moment où le témoin, resté dans le phytotron, a atteint le maximum de 2,75 mg. Plus tard, tandis que, dans le phytotron, la teneur diminue avec la floraison, elle continue à augmenter dans la série transférée : on dépasse 3,80 mg/100 cm² aux environs du 15 juin. Un maximum est atteint qui culmine à 4,05 mg! En 45 jours, la teneur des feuilles adultes est passée de 1,60 à 4,05 mg : elle a été multipliée par 2,5!



Diagr. 29. — Effet d'un transfert du phytotron (20 °C constants, 80 % d'humidité) à l'extérieur (température variable) sur la teneur en chlorophylle totale des feuilles adultes successives au moment de la préfloraison. Le transfert à l'extérieur exalte l'accumulation pigmentaire et la floraison est retardée d'un mois environ.

Après le 16 juin, la teneur diminue : c'est l'approche de la mise à fleurs. La feuille adulte devient moins chlorophyllienne; parallèlement, la persistance de l'accumulation des pigments dans la vieille feuille s'installe. Le 15 juillet, la plante fleurit, avec près d'un mois de retard sur les témoins maintenus dans le phytotron. Fin juillet, l'équilibre propre à la phase sexuée en plein air s'est définitivement établi : on trouve 2,50 mg/100 cm² dans la feuille adulte et ce chiffre se maintient en septembre.

Il est surprenant, à première vue, que le déclenchement de la mise à fleurs se produise en retard dans les conditions de plein air, cependant favorables, et en avance, chez le témoin en température constante, cependant défavorable. Il y a là une contradiction.

De fait, on constate que le transfert en plein air excite l'accumulation pigmentaire; non seulement l'accumulation devient forte, mais encore elle s'accroît d'une manière étonnante et elle persiste de nombreuses feuilles durant. Cette circonstance empêche une modification essentielle : elle s'oppose au fléchissement de l'accumulation dans la feuille adulte et, simultanément, à sa persistance dans la feuille vieille. Il en résulte un retard dans la mise à fleurs des plantes malgré la normalisation du milieu.

En d'autres termes, *en retardant expérimentalement, par un transfert dans des conditions de milieu pourtant favorables par elles-mêmes, l'installation d'un caractère métabolique précis (le fléchissement de l'accumulation dans la feuille adulte), on ajourne du même coup le déclenchement de la floraison.*

Au travers de ces données, la liaison entre la marche du métabolisme pigmentaire et le passage à l'état sexué apparaît sous un jour nouveau : on voit l'accumulation exagérée des pigments dans les limbes, imposée à la plante par le transfert, constituer un obstacle provisoire à la sexualisation.

2. Transfert vers l'extérieur, en jours courts ou en jours longs, de plantes cultivées dans le phytotron (20 °C) en jours courts.

Nous disposons de 150 plantes cultivées dans le phytotron à partir d'un semis effectué en juin, auxquelles on donne des jours courts depuis la 5^e feuille. La lumière est naturelle. En novembre, le niveau de 40-45 dents environ est atteint en jours courts; le développement stationne. Les feuilles successives sont pâles et leur forme invariable. On effectue deux rempotages, l'un en décembre, l'autre en

février qui ne modifie en rien l'allure des individus. Le 21 mars, lorsque les jours s'allongent, les plantes portent de nombreuses feuilles toutes pareilles (de 40-45 dents environ). A ce moment, 100 plantes sont sorties du phytotron et mises à l'extérieur : ce sont les plantes transférées; 50 autres restent dans le phytotron en jours courts de 8 h. et constituent les témoins (série 1).

Les plantes transférées sont réparties en deux séries (50 plantes chacune) : l'une reçoit des jours normaux longs (on y change à la fois le régime des températures et la durée des jours, courte avant le transfert, longue par après - série 2); l'autre, des jours courts de 8 h. (on change le régime des températures, mais la durée des jours ne varie pas; elle reste courte - série 3). La lumière est partout naturelle.

L'expérience réalisée une première fois en 1953, puis une deuxième fois en 1954, a donné le résultat suivant :

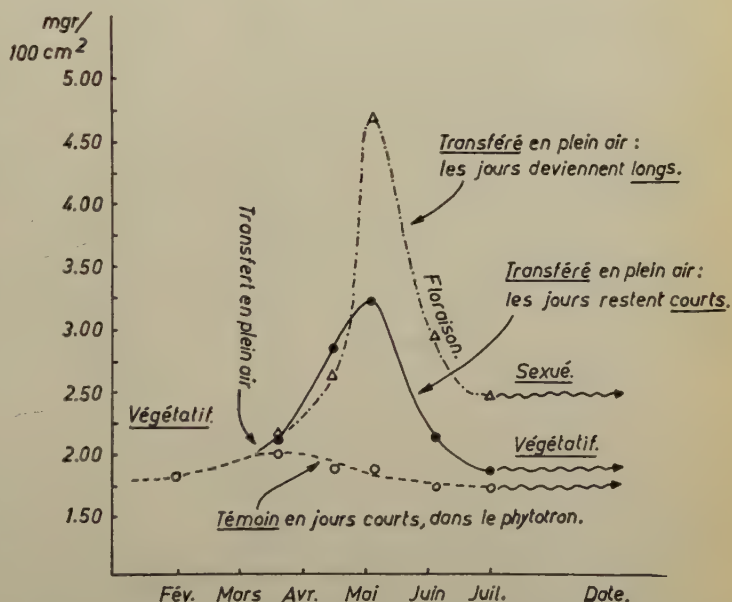
Dans la série 1 témoin, les teneurs sont celles des jours courts de 8 h. : elles se maintiennent basses, comprises entre 1,70 et 2 mg/100 cm²; les rapports $\frac{a}{b}$ sont élevés. Les plantes sont constamment identiques de mois en mois, sans changement sensible de feuille à feuille : c'est la stagnation; le développement est arrêté.

Le transfert ébranle immédiatement cette situation.

Dans la série 3, où les plantes sont transférées à l'extérieur, mais maintenues en jours courts, la teneur en chlorophylle des feuilles s'élève nettement (diagr. 30). Au 14 avril, on trouve 2,80 mg/100 cm² dans les feuilles adultes; le 5 mai, 3,20 mg. La teneur est très

élevée, tout à fait extraordinaire en jours courts. Elle tranche nettement avec les valeurs basses qui se maintiennent parallèlement dans le phytotron (série 1). En juin cependant, la teneur baisse; la chute est rapide; elle affecte tous les âges foliaires. De 3,20 mg/100 cm² au 5 mai, on passe dans la feuille adulte à 2,10 mg le 4 juin. Cette teneur basse se maintient ensuite de mois en mois. Elle est à peine supérieure à ce qu'on trouve dans la série 1 témoin restée en jours courts dans le phytotron.

Il est extrêmement remarquable que, pendant toutes ces variations de teneur, le métabolisme du pigment garde des traits propres aux conditions de jours courts. Bien qu'à certains moments les teneurs soient supérieures à la normale (même de jours longs), les variations journalières restent marquées par une ample formation du pigment dès le



Digr. 30. — Effet sur le contenu en chlorophylle totale, du transfert en plein air (température variable) — en jours longs d'une part, et en jours courts d'autre part — de plantes cultivées en jours courts dans la serre du phytotron (20 °C constants et 80 % d'humidité). Le transfert en jours longs à l'extérieur provoque des accumulations pigmentaires très considérables (voir les commentaires dans le texte).

lever du jour¹, et le rapport entre les chlorophylles *a* et *b* reste élevé, surtout dans la feuille adulte, avec les valeurs typiques des jours courts de 8 h.

Les plantes se maintiennent d'ailleurs constamment végétatives; elles font constamment des feuilles et des feuilles...; jamais elles ne présentent la moindre tendance à fleurir.

La situation est différente dans la série 2 (diagr. 30). Ici le transfert change deux facteurs à la fois : la température redevient normale, variable, et en même temps, la durée des jours, courte au départ, est de plus en plus longue après le transfert, au fur et à mesure qu'on progresse dans l'année.

L'augmentation de la teneur en pigments est immédiate. En avril, la teneur est passée de 2 mg au départ à 2,50 mg/100 cm². En mai, l'augmentation s'accélère. Le 5 mai, on atteint le chiffre record de 4,65 mg/100 cm²; la teneur est de 33 % plus élevée que le maximum qu'on trouve au cours d'un développement normal. Les feuilles adultes sont d'un vert sombre, presque noir, qui tranche d'une façon absolue avec tout ce qui peut normalement s'observer; la synthèse du pigment est activée jusqu'à provoquer des effets en quelque sorte monstrueux.

Au début de juin, la teneur diminue. Le rapport des chlorophylles *a* et *b* fléchit, surtout

1. C'est d'ailleurs dans les conditions particulières de l'expérience que nous décrivons actuellement qu'on peut les observer le mieux.

dans les feuilles vieilles; celles-ci conservent le pouvoir d'accumuler fortement le pigment, tandis qu'on constate un affaiblissement de l'accumulation dans les feuilles adultes. Le métabolisme de la plante sexuée s'installe, et, avec lui, la floraison se déclenche. On a d'ailleurs observé fin avril, la croissance des premières tiges dressées, et le rougissement des dents. En juillet-août et dans les mois qui suivent, la plante sexuée présente le métabolisme chlorophyllien typique à ce stade du développement.

Remarquons que la fluctuation des teneurs ne correspond pas dans les deux séries (2 et 3) aux mêmes transformations de l'état du végétal. Dans la série 2, la plante, cultivée en jours courts, reste végétative, tandis qu'elle fleurit dans la série 3, où elle est cultivée en jours longs. On doit conclure que le processus de fluctuation, chez les fraisiers pourtant parvenus au seuil de leur préfloraison, n'a d'effet favorable sur la mise à fleurs que lorsque d'autres caractéristiques du métabolisme sexuel sont simultanément réunies. **En particulier, le rapport $\frac{a}{b}$ doit être bas.** Le main-

tien, en 8 h. de jour, de rapports $\frac{a}{b}$ élevés neutralise complètement les effets possibles des mouvements métaboliques provoqués par le transfert.

RÉSUMÉ

A. Nos expériences de transfert de quelques conditions de milieu plus ou moins défavorables à la floraison des fraisiers, dans d'autres conditions relativement plus favorables, ont montré qu'il est possible de provoquer des changements très rapides – et parfois même impressionnants – en agissant seulement par l'inter-

médiaire de la durée des jours ou de la température ambiante :

1. Il est apparu – aussi bien lors des transferts de jours courts, défavorables, en jours longs, favorables, que lors des transferts de la température constante du phytotron, à la

température variable de l'extérieur – que la teneur en pigment est susceptible d'augmenter dans des proportions insoupçonnées (jusqu'à 60 % et plus).

2. Le séjour en jours courts notamment est l'un des moyens les plus efficaces pour préparer l'accumulation des pigments dans la plante lorsqu'elle retourne en jours longs.

3. L'importance de l'augmentation de teneur après le retour de jours courts en jours longs semble liée à l'état de développement des fraisiers; elle est plus forte à la fin de la préfloraison, puis chez la plante sexuée (50-60 %) que chez la plante végétative (environ 40 %).

B. Les expériences ont en outre permis de préciser les liaisons qui existent entre certains aspects du métabolisme des pigments et la mise à fleurs des fraisiers :

1. On peut affirmer que, quel que soit le transfert qu'on effectue, *la floraison se manifeste régulièrement en rapport avec quelques transformations – toujours les mêmes – se produisant dans le cadre d'un métabolisme pigmentaire de jours longs.*

On constate qu'au moment de la floraison :

a) l'élévation de la teneur dans les limbes, due au transfert, fait toujours place à un fléchissement.

b) en même temps, le mode d'accumulation des pigments dans les feuilles se modifie – une teneur élevée tendant à persister dans la vieillesse foliaire, tandis qu'il y a moins de pigments à l'âge adulte.

c) enfin, les valeurs du rapport $\frac{a}{b}$ s'abaissent, surtout dans les vieilles feuilles.

2. *La réunion, à un même moment, de ces caractères métaboliques est absolument indispensable :*

a) après l'élévation de la teneur due au transfert, la floraison ne se produit pas, tant qu'on n'observe pas de fléchissement ultérieur dans la teneur (voir le cas d'un transfert brusque du phytotron à l'extérieur).

b) même si on provoque l'élévation de la teneur et le fléchissement qui doit la suivre, la floraison n'a pas lieu si le rapport $\frac{a}{b}$ est maintenu élevé (voir l'expérience où des variations de teneur sont produites par des modifications de la température ambiante chez des plantes cependant maintenues en jours courts).

c) enfin, même si le mouvement de teneur se produit, le rapport $\frac{a}{b}$ étant bas, la floraison ne se déclenche pas si le mode d'accumulation au cours du vieillissement foliaire ne se modifie pas correctement (voir le résultat négatif d'un mouvement de teneur en jours longs chez une plante végétative encore éloignée de sa préfloraison).

3. *La présence simultanée des divers caractères métaboliques nécessaires dépend dans nos expériences de deux types de facteurs :*

a) d'une part, *des conditions de milieu.* Les jours courts, par exemple, empêchent l'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$ même si les autres

caractères sont présents; de même, le passage brusque d'une température constante (20 °C) à celle de l'extérieur maintient pendant un certain temps des quantités trop élevées de pigments et empêche le fléchissement.

b) d'autre part, *de l'état de développement de la plante.* Chez des fraisiers végétatifs, très éloignés de la préfloraison, les variations de teneur en jours longs – le rapport $\frac{a}{b}$ étant pourtant bas – n'induisent pas la mise à fleurs.

Dans l'ensemble, on voit se préciser et se confirmer l'idée qu'il n'y a pas de floraison en dehors d'une certaine évolution du contenu en pigments chlorophylliens, se produisant à une étape déterminée du développement, sur la base d'un métabolisme défini, préalablement constitué dans un milieu adéquat (jours longs; régime des températures variables du plein air en été).

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE.

I. Le contenu pigmentaire des fraisiers cultivés en jours longs, en plein champ, dans les conditions normales de la bonne saison (semis de mai) est très variable.

a. *Dans chaque feuille, la quantité de pigments change en rapport avec la croissance et le vieillissement du limbe.*

– Chez les plantes végétatives par exemple, les pigments s'accumulent dans la jeunesse foliaire jusqu'à l'âge adulte, puis ils s'éliminent lentement.

– Ce mouvement est le résultat de fluctuations faibles, mais effectives, qui se produisent chaque jour. En été, lorsque les jours sont longs, la teneur reste d'abord stationnaire au lever du jour, puis augmente vers 8-9 h. du matin jusqu'à 13 h.; après 13 h. elle diminue lentement jusqu'au matin.

– En outre, on constate que les deux chlorophylles *a* et *b* se comportent différemment. Au fur et à mesure qu'elle vieillit, la feuille contient constamment relativement plus de chlorophylle *b*, ce qui peut s'exprimer par l'abaissement lent, mais régulier, du rapport $\frac{(\text{quantité de } a)}{(\text{quantité de } b)}$.

b. *Ces divers caractères se retrouvent pour l'essentiel dans chaque feuille successive à partir du semis, mais pas exactement de la même manière :*

1. **Quand le fraisier est végétatif**, entre la 5^e et la 14^e feuille, la quantité maxima de pigments accumulée dans les feuilles à l'âge adulte augmente progressivement et insensiblement d'une feuille à la suivante. Les

teneurs les plus élevées se rencontrent autour de la 14^e feuille.

2. **Au-delà de la 14^e-16^e feuille**, et pendant la préfloraison, la teneur en pigments fléchit dans la jeunesse foliaire, tandis qu'elle ne s'abaisse plus dans la vieillesse (18^e-19^e feuille).

3. Cette tendance s'affirme définitivement **autour de la 23^e-24^e feuille**.

c. *A ce moment, un nouveau mode d'accumulation pigmentaire s'installe tandis que le fraisier fleurit pour la première fois.*

On observe que, **chez la plante en fleurs**, la teneur en pigments s'accroît relativement lentement dans la jeunesse des feuilles, et qu'elle continue à augmenter au même rythme jusqu'à l'extrême vieillesse.

En même temps, l'amplitude des mouvements journaliers augmente et le rapport entre les chlorophylles *a* et *b* s'abaisse nettement, surtout dans les vieilles feuilles. Ces caractères sont d'autant plus prononcés que la plante fleurit mieux.

Sans aucun doute, leur élaboration à la préfloraison – c'est-à-dire pendant la photophase physiologique – est liée aux changements de fonctionnements qui préparent la mise à fleurs.

★ ★ ★

II. L'application de conditions de milieu anormales (jours courts; température constante), qui affectent plus ou moins profondément la progression du développement vers la floraison, provoque aussi parallèlement des modifications plus ou moins considérables du contenu pigmentaire.

a. **Les jours courts** déclenchent essentiellement les altérations suivantes (que la plante qui les reçoit soit végétative ou déjà sexuée) :

– 1. La capacité d'accumulation pigmentaire des feuilles diminue. Par rapport à la normale, la diminution est comprise entre 30 et 50 %.

– 2. Les fluctuations journalières s'amplifient, tandis que, chaque jour, le contenu en pigments s'élève dès les premières heures qui suivent le début de la photopériode courte, pour diminuer fortement aussitôt après.

– 3. Enfin, les rapports $\frac{a}{b}$ deviennent anormalement élevés : *en 8 h. il y a toujours relativement trop de chlorophylle a par rapport à la normale de jours longs.* Cette caractéristique est extrêmement nette : elle est surtout évidente dans la feuille qui s'étale, puis dans la feuille adulte.

Dès qu'elles sont établies, ces altérations persistent de feuille à feuille aussi longtemps que les fraisiers restent en jours courts. Il n'y a pas le moindre changement d'une feuille à l'autre : au contraire, c'est la stagnation la plus totale, comme si le traitement par jours courts introduisait le métabolisme des pigments dans un chemin sans issue. Parallèlement, la plante n'arrive pas à fleurir.

b. **La constance de la température** (à 20 °C) en coïncidence avec des jours longs naturels, qui ralentit le développement surtout à la préfloraison et retarde quelque peu la mise à fleurs, modifie le contenu pigmentaire normal d'une manière partielle :

– 1. La teneur en pigments est en général très faible, surtout à certaines époques de l'année. Quelques expériences permettent d'interpréter cet effet comme pouvant résulter de la simultanéité des 20 °C constants et de la lumière intense du jour naturel, telle qu'elle parvient dans la serre du phytotron.

– 2. Parallèlement, les fluctuations journalières deviennent plus amples, mais la synthèse des pigments au cours de la journée longue se

fait au même moment qu'à l'extérieur, en jours longs, dans les conditions normales : elle commence vers 8-9 h. du matin, soit 4 à 5 h. après le lever du jour, et dure quelques heures (jusqu'à 13-14 h.). Ensuite, c'est la période d'élimination.

– 3. Quant au rapport $\frac{a}{b}$, on le retrouve, lui aussi, à 20 °C en jours longs, identique à ce qu'il est en jours longs à l'extérieur ; sa valeur est basse.

Ainsi, à côté de caractères visiblement altérés, la constance de la température à 20 °C en jours longs, en laisse d'autres absolument intacts. A cette situation, correspond un développement ralenti à la préfloraison, mais qui se poursuit quand même jusqu'à la sexualisation.

Il est remarquable que nous observons dans le phytotron, peu avant la sexualisation, un mouvement important dans les aspects du contenu chlorophyllien. Il y a d'abord une forte augmentation de teneur qui se maintient durant quelques feuilles, faisant place ensuite à une dépression juste au moment du passage à l'état sexué. C'est surtout la chlorophylle *a* qui subit cette dépression : dans le phytotron, à 20 °C, en jours longs, le rapport $\frac{a}{b}$ s'abaisse dans les feuilles de la plante en fleurs, comme il le fait en jours longs en plein air dans les conditions normales.

c. **Enfin, l'application simultanée des jours courts et d'une température constante à 20 °C** dans le phytotron modifie profondément tout le contenu pigmentaire. A l'arrêt complet du développement en jours courts au seuil de la préfloraison, correspond un métabolisme comportant à la fois :

– l'abaissement de la teneur en pigments des limbes ;

– le déplacement vers le lever de la période d'accumulation journalière ;

– l'augmentation anormale du rapport $\frac{a}{b}$.

En même temps, la plante ne fleurit pas.

Nous observons donc, en température constante comme en température variable, d'une manière régulière, que le contenu en pigments dépend de la durée des jours. Il y a d'une part, **un contenu de jours longs**, correspondant à un métabolisme de jours longs; et d'autre part, **un contenu de jours courts**, correspondant à un métabolisme de jours courts.

— **Le premier métabolisme**, celui des jours longs, évolue à la préfloraison de manière à passer d'un premier état, propre à la phase végétative, à un deuxième qui s'affirme au moment de la sexualisation des fraisiers.

— Par contre, **le second métabolisme**, celui des jours courts, lorsqu'il existe dès la phase végétative, est incapable d'évoluer; il reste constamment pareil à lui-même, de feuille à feuille, ce qui correspond au maintien continu de la plante à l'état végétatif.

Ainsi :

1. *On est obligé d'admettre un rapport entre la photopériode, les caractères du contenu en pigments chlorophylliens et la marche du développement, puisqu'en conditionnant le métabolisme pigmentaire, la durée des jours permet, ou au contraire interdit, les changements qui coïncident avec l'avancement du développement jusqu'à la floraison ;*

2. La signification des changements métaboliques à la préfloraison est mise en relief, puisque *la floraison ne se produit pas dès le moment qu'une condition de milieu précise — la durée des jours — les empêche en déterminant un contenu pigmentaire aberrant.*

Incontestablement, **il y a, au moment de la préfloraison, un fonctionnement spécifique qui, lorsqu'il s'amorce en jours longs, transforme le métabolisme et permet la mise à fleurs.** C'est là une conclusion à laquelle nous étions déjà parvenus au terme de la première partie : sans aucun doute, la préfloraison correspond à une phase physiologique distincte, la photophase, au cours de laquelle s'élabore, lorsque les jours sont longs, une chaîne de processus spéciaux.

Mais nous avons maintenant sur cette évolution des renseignements utiles. Il apparaît qu'elle concerne notamment les pigments chlorophylliens — en particulier, leur mode d'accumulation dans la feuille et la quantité relative des formes *a* et *b* — et qu'elle ne se produit que sur la base d'un contenu pigmentaire défini, que les conditions du milieu normal, en jours longs et en plein air, réalisent parfaitement, mais qui n'est jamais obtenu dans les conditions de jours courts.

* * *

III. Enfin, une série d'expériences — dans lesquelles des fraisiers retournent dans des conditions favorables à leur développement (jours longs, plein air) après avoir subi des conditions inadéquates — indiquent toutes que *le rétablissement du développement normal coïncide nécessairement avec la restitution du contenu chlorophyllien de jours longs.*

Une fois rétabli, ce contenu se révèle aussitôt capable d'évoluer et de se transformer à la préfloraison, préparant ainsi la floraison.

Cependant, dans quelques expériences, des changements considérables ont été provoqués — par exemple, dans la quantité de pigments accumulées par les feuilles ou dans les valeurs

du rapport $\frac{a}{b}$ — qui n'ont pas abouti à la floraison.

C'est qu'en réalité, l'évolution du contenu ne correspond à la mise à fleurs que lorsqu'elle comporte simultanément au moins deux changements :

1. L'apparition d'un type particulier d'accumulation des pigments dans les feuilles (ralentie dans la jeunesse foliaire et persistant indéfiniment jusqu'à l'extrême vieillesse des limbes).

2. L'abaissement du rapport entre les quantités de chlorophylles *a* et *b*.

Cette réalisation simultanée paraît obligatoire. Nous avons montré qu'elle dépend non seulement du rétablissement des jours longs,

mais encore de l'arrivée de la plante à un stade de développement proche de la préfloraison. Ceci explique l'importance essentielle des jours longs justement au seuil de la préfloraison.

Dans ces conditions, nous sommes en mesure d'affirmer que **le passage à l'état sexué se produit chez le fraisier des quatre-saisons lorsque le milieu permet,**

sur la base d'un métabolisme de jours longs, le déroulement de transformations biochimiques précises – localisées à la préfloraison – et notamment des changements relatifs au contenu en chlorophylles des limbes. Ces transformations constituent sans doute l'un des multiples aspects du fonctionnement caractérisant une phase physiologique déterminée : la photophase du développement.

TROISIÈME PARTIE

*La nature
de l'hormone florigène*

Nous sommes maintenant certain que les caractères morphologiques qu'on observe, dans les conditions normales de culture, au moment de la préfloraison des fraisiers, constituent seulement l'aspect extérieur de transformations plus complexes, parmi lesquelles il faut compter celles, sous-jacentes, qui touchent le chimisme, notamment le métabolisme des pigments chlorophylliens.

Ces pigments se sont révélés très sensibles à la durée des jours et aux modalités du développement. En particulier, à la préfloraison, dans les conditions de jours longs, le métabolisme pigmentaire se modifie de telle sorte que l'accumulation devient lente dans les jeunes feuilles, mais persiste jusqu'à l'extrême vieillesse, la chlorophylle *a* étant toujours relativement moins abondante qu'à l'état végétatif (rapports $\frac{a}{b}$ plus bas).

La lenteur de l'accumulation à l'état sexué peut être interprétée de diverses manières. Elle peut par exemple résulter d'une activité hydrolytique relativement plus grande de la chlorophyllase. On sait que cette activité affecte surtout la chlorophylle *a*, beaucoup plus sensible au ferment que la chlorophylle *b*, ce qui expliquerait l'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$ chez les plantes en fleurs. De fait, des mesures que nous avons réalisées, et dont nous rendrons compte ailleurs, ont permis de constater une augmentation de l'activité de la chlorophyllase après la sexualisation.

Il est dès lors normal de se demander, entre autres choses, si la croissance possible de l'activité hydrolytique de la chlorophyllase lors de la sexualisation, ne pourrait pas être liée d'une manière particulière à la production des fleurs, en libérant des molécules chimiques nécessaires au passage à l'état sexué.

Dès 1949-1950, nous observions que l'extrait insaponifiable brut des feuilles de fraisiers en fleurs, qui contient, par exemple, de la vitamine E — dont on connaît les rapports avec le phytol, et par là, avec la chlorophylle — peut aider la formation des fleurs.

Nous opérons à l'époque comme suit : nous isolons des plants très jeunes de leur plante-mère en fleurs et nous provoquons de cette manière l'avortement du bouton terminal de leur hampe florale; puis, appliquant la fraction insaponifiable brute, nous rétablissions la floraison. Nous constatons qu'en présence de cette fraction, le bouton terminal, loin d'avorter, se forme et s'ouvre. Les hampes florales obtenues ont une forme aberrante à plus d'un égard: la feuille préflorale est imparfaite, directement insérée sous la fleur et le pédoncule floral est extrêmement court.

La signification de cette expérience est discutée par LANG (1954). Cet auteur fait remarquer, dans une revue récente, que l'extrait insaponifiable appliqué, bien qu'actif sur la formation de la fleur, agit sans aucun doute en empêchant l'avortement d'un bouton préformé. Il convient dès lors de rencontrer la remarque de LANG en recherchant si l'extrait insaponifiable est susceptible d'affecter les activités d'un méristème vivant, encore végétatif, et de les orienter vers la constitution d'une fleur.

Les avantages de l'utilisation des plants de fraisier pour l'étude de pareilles questions sont multiples. Les plants sont des objets dont la floraison normale se présente sous une forme relativement constante : une première hampe florale y pousse presque toujours à un moment bien connu, après l'étalement de la 3^e feuille; cette hampe est simple; il est facile de décrire ses caractères principaux; il est également aisé d'y provoquer, par

exemple par l'isolement, des déficiences florales locales, se produisant avec des modalités suffisamment reproductibles; les plants peuvent être obtenus en grande quantité à partir de quelques plantes-mères et dans une seule saison.

Enfin — et ceci constitue l'avantage principal — toute une série d'expériences ont montré, comme nous allons le voir, qu'avec certaines précautions techniques, on peut toucher, non pas le méristème principal des hampes, mais le méristème du bourgeon axillaire de la feuille préflorale. Chez les plants isolés, ce méristème peut être amené à faire une série de feuilles trifoliées au lieu des fleurs qu'il donne normalement. Ici, l'alternative (fleurs-feuilles) est réalisée d'une manière parfaite : le plant en contact avec la

plante-mère donne des fleurs; le plant isolé, des feuilles.

Nous exposons, dans un premier chapitre, les modalités de la floraison des plants dans les conditions normales, lorsqu'ils sont en contact en plein champ, en été, avec les plantes-mères en fleurs.

Dans un 2^e chapitre, nous étudions les méthodes adéquates à provoquer des déficiences locales dans la floraison.

Utilisant ensuite l'une de ces méthodes, nous cherchons, dans un 3^e chapitre, à chiffrer d'une manière reproductible, la valeur des modifications induites.

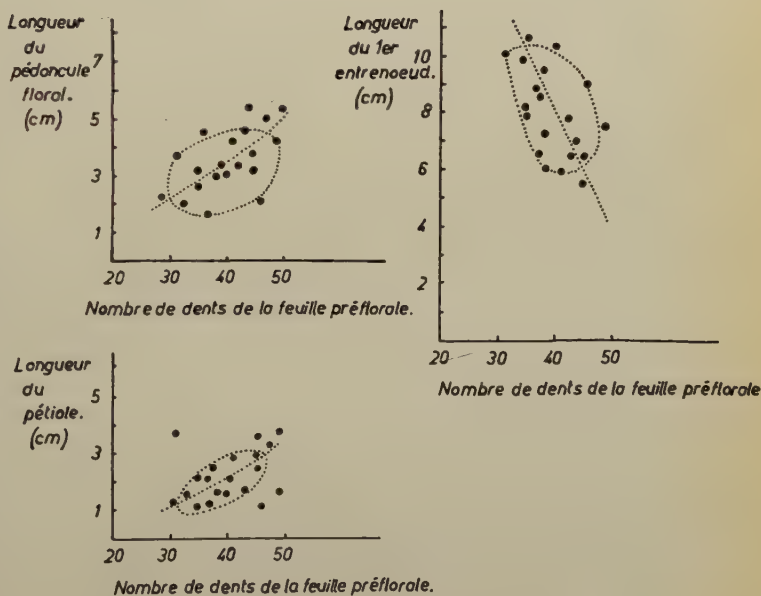
Enfin, dans les 4^e et 5^e chapitres, nous mettons en évidence, puis mesurons, l'activité florigène de l'extrait insaponifiable et de quelques unes de ses fractions.

CHAPITRE PREMIER

La floraison

**des plants en contact avec leur plante-mère en fleurs,
dans des conditions normales de plein air, en été**

Le plant du fraisier des quatre-saisons en fleurs est constitué par un axe secondaire¹ de la plante-mère dont les deux premiers entrenœuds s'étirent sur le sol. Le premier entrenœud porte un stipule; le deuxième, une feuille trifoliée peu dentée : ensemble, ils constituent le filet. Ensuite, les entrenœuds, à partir du 3^e, sont courts. Ils font partie du plant proprement dit et portent des feuilles de plus en plus compliquées. Le long de l'axe du plant, la 1^e feuille a en moyenne 5 dents, la 2^e, 30, la 3^e, une qua-



Diagr. 31. — Relations entre les trois dimensions principales des hampes florales des plants et le nombre de dents de la feuille préflorale, dans les conditions normales de culture (plein air, jours longs).

Les relations sont les mêmes que celles trouvées pour les hampes florales de la plante-mère dans les conditions normales (voir diagr. 6, p. 55).

Chaque point représente une des hampes florales examinées.

1. Nous ne considérerons pas ici les axes tertiaires partant des plants et formant eux aussi des plants, cette fois secondaires.

rantaine. Lorsqu'ils ont 2 ou 3 feuilles, les plants s'enracinent.

La 1^e hampe florale pousse immédiatement après. Sa feuille — la feuille préflorale — est la 4^e du plant.

Comme chez les plantes-mères, la feuille préflorale est supportée par un entrenœud allongé appartenant à l'axe primaire de la hampe et qui est prolongé par le pédoncule floral primaire, parfois par l'intermédiaire d'un second entrenœud. Le pédoncule floral porte la fleur terminale. Le bourgeon axillaire situé à l'aisselle de la feuille préflorale donne toujours un axe secondaire qui se ramifie et porte lui aussi des fleurs.

Le tableau XXXVIII donne les dimensions des organes primaires des hampes (1^{er} entrenœud de l'axe primaire, pédoncule floral primaire, pétiole de la feuille préflorale) dans les conditions normales de culture, lorsque les plants sont attachés par le filet, en été, à la plante-mère en fleurs. Le 1^{er} entrenœud de l'axe primaire mesure environ 8 cm. Le pétiole de la feuille préflorale, 2 cm, tandis que le pédoncule de la fleur terminale mesure 3 cm. Le nombre de dents de la feuille préflorale oscille entre 30 et 40. Le tableau XXXVIII donne le chiffre moyen de 39,5 dents, chiffre très près de celui trouvé en 1949 dans d'autres comptages (35 dents; voir SIRONVAL, 1951).

Les relations entre les dimensions moyennes indiquent que le premier entrenœud est environ quatre fois plus long que le pétiole de la feuille préflorale et environ 2,5 fois plus long que le pédoncule floral terminal.

Le nombre de dents des feuilles et les dimensions de chaque hampe présentent les corrélations décrites dans les hampes des plantes-mères (diagramme 31). D'une façon générale, quand le nombre de dents des feuilles augmente, la longueur du pédoncule floral primaire et celle du pétiole de la feuille préflorale augmentent parallèlement, tandis que le 1^{er} entrenœud de l'axe primaire raccourcit.

Chaque hampe porte en moyenne 4,2 fleurs. La fleur qui termine le pédoncule floral primaire représente 23,2 % du total. Les autres fleurs proviennent en majorité (3,1 soit 73,8 %) du bourgeon axillaire de la feuille préflorale.

TABEAU XXXVIII

Valeur des caractéristiques des hampes florales chez les plants et chez les plantes-mères à la même date (au mois d'août).

(Moyennes sur 100 plants).

	Plants	Plantes-mères
Nombre de dents de la feuille préflorale. .	39,5	37,4
Longueur du 1 ^{er} entrenœud (cm) .	7,89	14,4
Longueur du pétiole de la feuille préflorale (cm) . . .	1,93	3,1
Longueur du pédoncule floral (cm) . .	3,19	4,7
Rapport		
$\frac{\text{Lg. du 1}^{\text{er}} \text{ entren.}}{\text{Lg. du pétiole}}$	4,10	4,64
Rapport		
$\frac{\text{Lg. du 1}^{\text{er}} \text{ entren.}}{\text{Lg. du pédoncule}}$	2,43	3,06
Nombre de fleurs par hampe	4,2	8,0

Le reste (0,1 fleur; 3,0 %) vient du bourgeon du deuxième noeud de l'axe primaire. Toutes les fleurs ont une forme normale.

La comparaison des hampes florales des plants avec celles des plantes-mères montre que les dimensions des hampes sont en général plus faible chez les plants (tableau XXXVIII). Le 1^{er} entrenœud mesure 8 cm en moyenne chez les plants contre 14 cm chez la plante-mère. Le pétiole de la feuille préflorale a 2 cm chez les plants, contre 3 chez la plante-mère.

Le pédoncule floral terminal a environ 3 cm chez les plants, contre près de 5 chez la plante-mère. De même, le nombre total des fleurs est moins élevé chez les plants : 4,2, contre 8,0 chez la plante-mère.

Cependant, chez les plants, les rapports entre les dimensions des hampes (en particulier, les rapports entre la longueur du premier entrenœud et la longueur du pétiole de la feuille principale, ou la longueur du pédoncule floral terminal) sont absolument normaux. De même, la répartition des fleurs est analogue, chez les plants, à celle qu'on observe chez les

plantes-mères en pleine floraison : la grosse majorité des fleurs est issue du bourgeon aissellier de la feuille préflorale (86,9 % chez les plantes-mères contre 73,8 % chez les plants).

Ainsi, bien que *la hampe florale des plants fleurisse moins et soit moins grande que la hampe de la plante-mère, elle présente les caractéristiques d'une floraison normale par les rapports entre ses dimensions et la répartition de ses fleurs.*

C'est cette floraison que nous nous proposons de troubler expérimentalement.

CHAPITRE II

Déficiences expérimentales dans la floraison des plants

Nous venons d'exposer comment les plants fleurissent, lorsqu'ils sont en contact avec leurs plantes-mères en fleurs, en été, en plein air, en température variable et en jours longs. La question posée maintenant est d'agir, par un régime approprié, de manière à réaliser l'alternative suivante :

- d'une part, dans les conditions normales, un bourgeon déterminé de la hampe fait une ou plusieurs fleurs parfaitement constituées;
- d'autre part, dans des conditions spéciales, le même bourgeon est amené à rester végétatif.

Toute une série d'expériences nous ont montré depuis quelques années que l'isolement des plants de fraisier dès leur jeune âge par la rupture du filet qui les unit normalement à la plante-mère, provoque des déficiences locales dans la floraison (SIRONVAL 1951). Mais l'isolement pourrait ne pas être la seule méthode qui permette d'obtenir ces déficiences.

Nous essayons trois méthodes distinctes en utilisant non seulement l'isolement, mais encore l'application de photopériodes courtes :

1. Sans rompre le contact avec la plante-mère, nous mettons des plants en jours courts, de 8 h., tandis que, de leur côté, les plantes-mères restent en jours longs, ou passent en jours courts.

2. Nous mettons les plantes-mères en jours courts, tandis que les plants en contact restent en jours longs ou passent en jours courts.

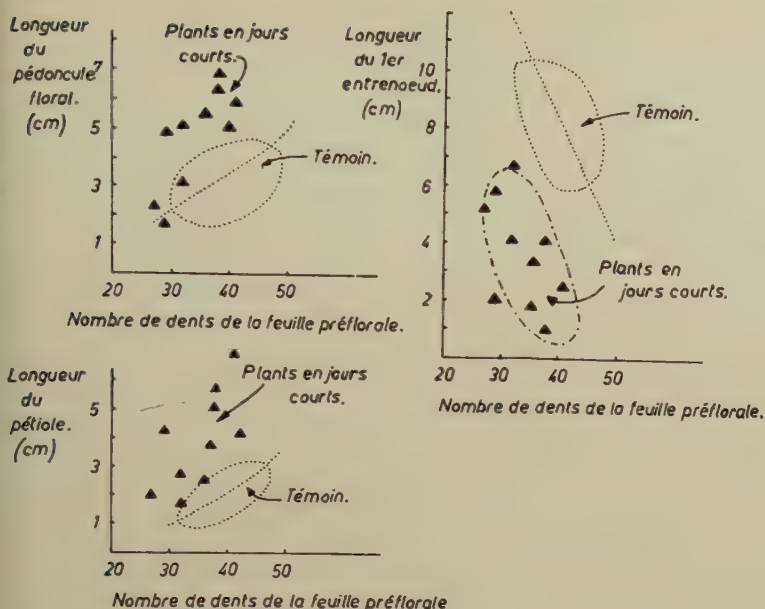
3. Enfin, nous isolons les plants à divers moments de leur croissance.

1. Modifications apportées à la floraison des plants par leur séjour en jours courts.

Le traitement des plants par jours courts de 8 h. est obtenu en recouvrant de 16 h. l'après-midi à 8 h. le lendemain à partir du moment où la première feuille s'étale (le plant commence alors à s'enraciner).

Aussitôt, la première hampe florale des plants est fortement modifiée, tant en ce qui concerne ses dimensions que le nombre de ses fleurs; la modification ne dépend pas du régime donné à la plante-mère; elle est la même que la plante-mère soit en jours longs ou en jours courts.

Le diagramme 32 montre que tous les points représentant la longueur du premier entrenœud de l'axe primaire des plants en 8 h. sont en dehors de la normale. Le premier entrenœud est chaque fois plus court qu'il ne devrait l'être. Ainsi, pour deux feuilles préflorales de 34 dents, le premier entrenœud mesure 4,2 et 6,8 cm en 8 h. de jour, tandis qu'en jours normaux, pour deux feuilles analogues de 35 dents, il mesure 7,9 et



Diagr. 32. — Effet de l'application de jours courts (8 h.) aux plants sur les principales dimensions de leurs hampes florales.

L'aire de dispersion des témoins dans les conditions normales de jours longs est indiquée par un trait en pointillé (cfr. diagr. 31).

Chaque triangle représente une des hampes florales examinées chez les plants traités par jours courts.

8,1 cm. En moyenne, la longueur du premier entrenœud s'abaisse à 3,5 cm en 8 h. de jour, contre 8 cm dans la normale.

L'effet est extrêmement net et s'observe facilement.

Il est accompagné de deux autres transformations : le pétiole de la feuille préflorale d'une part, et le pédoncule floral terminal d'autre part, s'allongent. En moyenne, le pédoncule floral qui a normalement 3 cm en jours longs, dépasse 4 cm en 8 h ; de même le pétiole de la feuille préflorale qui fluctue autour de 2 cm dans les conditions normales, s'allonge jusqu'à 3,5 cm en 8 h.

Il en résulte que les rapports entre la longueur du premier entrenœud et les autres dimensions diminuent fortement. En jours longs, le rapport (longueur du premier entrenœud/longueur du pétiole) est de 4,10 ; il s'abaisse à 1,03 en 8 h. De même, le rapport

(longueur du premier entrenœud/longueur du pédoncule) est en jours longs de 2,43 ; il s'abaisse à 0,83 en 8 h.

Quant au nombre de fleurs, il s'abaisse lui aussi. On trouve en moyenne 3,07 fleurs en jours courts, contre 4,20 en jours longs. Ces 3,07 fleurs se répartissent en la fleur terminale de l'axe primaire, toujours présente ; 1,90 fleurs provenant du bourgeon aissellier de la feuille préflorale ; le reste représente les fleurs, très rares, qu'on trouve parfois au bourgeon partant du second nœud de l'axe primaire.

Tous ces changements sont identiques à ceux décrits chez les plantes-mères

en fleurs qu'on cultive en 8 h (voir 1^{re} partie, tableaux IV et V). On trouve les mêmes rapports dimensionnels, la même répartition des fleurs. Mais l'alternance (sexué-végétatif) n'est réalisée qu'exceptionnellement.

Il est extrêmement curieux que les modifications des dimensions des hampes et de leur floraison soient obtenues chez des plants en 8 h en contact avec une plante-mère qui continue, pour sa part, à fleurir abondamment en jours normaux et en température normale. Un divorce est en somme créé : le plant en 8 h paraît réagir aux jours courts pour son compte, par une floraison déprimée, indépendamment de la plante-mère.

Sa réaction aux jours courts fournit une méthode d'altération de la floraison, mais cette méthode n'aboutit pas à provoquer un retour, même local, à l'état végétatif.

2. Modifications apportées à la floraison des plants par le séjour des plantes mères en jours courts.

Le transfert des plantes-mères dans des jours courts de 8 h se fait en recouvrant de 16 h l'après-midi à 8 h le lendemain. Les plantes subissent ce régime pendant deux mois. On laisse ensuite croître les plants à leur contact, soit dans les conditions normales de jours longs, soit en jours courts de 8 h.

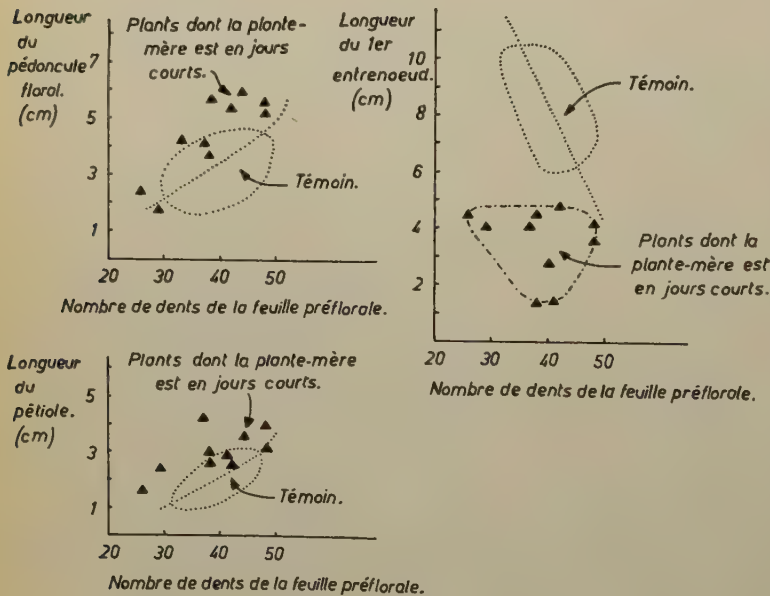
Le traitement des plants par jours courts ne modifie pas sensiblement les effets que provoque le passage en jours courts des plantes-mères seules. Nous limitons notre exposé aux plants restant en jours longs au contact d'une plante-mère en jours courts.

Ces plants font trois feuilles, puis la hampe florale grandit. Bien qu'elle ait eu lieu en

jours longs, la floraison n'est pas normale. Elle subit des modifications affectant les dimensions des hampes, le nombre et la répartition de leurs fleurs.

L'effet le plus évident concerne le premier entrenœud qui mesure généralement moins de 6 cm. La considération des hampes dont la feuille préflorale a environ 40 dents est à cet égard très claire (diagr. 33); par exemple, dans un cas, quand la plante-mère est en 8 h, le premier entrenœud mesure 1,4 cm et dans un autre cas, 4,9 cm, alors que les témoins normaux correspondants donnent respectivement 10,3 et 5,9 cm. En moyenne, les plants en jours normaux, mais dont la plante-mère est en 8 h, présentent un premier entrenœud de 3,5 cm, contre 8 cm chez les plants normaux témoins dont la plante-mère est en jours longs.

Remarquons que le raccourcissement du



Diagr. 33. — Effet de l'application de jours courts aux plantes-mères sur les principales dimensions des hampes florales des plants restés en jours longs. L'aire des dispersion des témoins est indiquée par un pointillé (cfr. diagr. 31). Chaque triangle représente une hampe florale appartenant à un plant en contact avec une plante-mère en jours courts.

premier entrenœud est obtenu en jours longs par le simple contact du plant avec une plante-mère en jours courts. Le raccourcissement est d'ailleurs accompagné de l'allongement du pédoncule floral et du pétiole de la feuille préflorale. On trouve fréquemment des pédoncules floraux de plus de 5 cm, chose rare dans la normale. De même les pétioles ont parfois 4 cm et plus, alors que normalement on dépasse rarement 3 cm. En moyenne, la longueur du pétiole passe de 1,9 cm quand la plante-mère est en jours normaux, à 2,8 quand elle est en 8 h; la longueur du pédoncule passe à peu près de 3 à 5 cm.

La coïncidence du raccourcissement du

TABLEAU XXXIX

*Les caractéristiques des hampes florales
des plants en jours longs,
mais en contact avec une plante-mère en 8 h.*
(Mesures après 50 jours courts donnés à la plante-mère;
moyennes sur 100 plants.)

	Plants en contact avec plante- mère en 8 h	Plante- mère en 8 h
Longueur du 1 ^{er} entrenœud (cm) .	3,5	4,9
Longueur du pétiole de la feuille préflo- rale (cm)	2,8	4,5
Longueur du pédon- cule floral (cm) . .	5,0	5,6
Rapport $\frac{\text{Lg. du 1}^{\text{er}} \text{ entren.}}{\text{Lg. du pétiole}}$	1,25	1,07
Rapport $\frac{\text{Lg. du 1}^{\text{er}} \text{ entren.}}{\text{Lg. du pédoncule}}$	0,73	0,87
Nombre de fleurs par hampe	3,11	4,0

premier entrenœud et de l'allongement du pédoncule floral et du pétiole aboutit évidemment à des rapports anormaux entre les dimensions. Le rapport entre la longueur du premier entrenœud et la longueur du pétiole s'abaisse à 1,25; celui entre la longueur du premier entrenœud et du pédoncule floral s'abaisse à 0,73 (tableau XXXIX). A cet égard, l'effet obtenu sur le plant est le même, que le plant soit seul en jours courts, ou qu'il soit en jours longs, en contact avec une plante-mère en jours courts.

Il n'en va cependant pas de même pour le régime de la floraison. Le nombre et la répartition des fleurs sur la hampe florale sont modifiés, mais la modification est un peu plus profonde lorsque les plants en jours longs sont en contact avec une plante-mère en jours courts. En moyenne, le nombre de fleurs tombe dans ce cas à 3,11 contre 4,20 chez les plants cultivés dans des conditions normales. Ces 3,11 fleurs se répartissent en une fleur terminale; 1,81 fleurs au bourgeon de la feuille préflorale et 0,30 fleur au bourgeon du 2^e nœud qu'on trouve parfois le long de l'axe primaire.

L'effet du traitement de la plante-mère par les jours courts est essentiellement un freinage de la floraison du bourgeon de la feuille préflorale; on passe de 3,10 fleurs dans la normale, à 1,81 lorsque la plante-mère est en 8 h, ce qui représente une diminution de près de la moitié de la valeur initiale.

Un examen approfondi montre qu'au bourgeon de la feuille préflorale, les témoins ont *toujours* au moins une fleur et peuvent en présenter jusqu'à 9!!! (il y a deux ou trois fleurs dans 80 à 70 % des cas). Mais lorsque la plante-mère est en 8 h, 20 à 30 % des hampes ne présentent pas une seule fleur au bourgeon de la feuille préflorale. Elles font à cet endroit une série de feuilles trifoliées normales, dont la première présente souvent entre 30 et 40 dents. Dans ces cas, la diminution de la capacité à faire des fleurs au premier nœud est portée à son terme, c'est-à-dire à un fonctionnement « végétatif ». Une proportion à peu près égale de hampes ne présentent qu'une seule fleur; les cas à 3 ou 4 fleurs sont exceptionnels.

Le tableau XXXIX permet de comparer quelques caractéristiques de la floraison des plants en contact avec une plante-mère en 8 h avec la floraison de la plante-mère elle-même. L'identité saute aux yeux : le plant se moule sur sa plante-mère. Bien que placé lui-même dans des conditions de milieu favorables, il diminue sa floraison — surtout au

bourgeon aissellier de la feuille préflorale — et modifie les dimensions de ses hampes.

L'application de jours courts à la plante-mère seule se présente comme une deuxième méthode susceptible d'altérer la floraison des plants.

3. Modifications apportées par l'isolement à la floraison des plants.

La mise des plants en jours courts ou le transfert de la plante-mère en 8 h ont des effets parallèles : la floraison diminue et la forme de la hampe se modifie chez les plants. Cependant, ces traitements réalisent rarement l'alternative (sexué-végétatif). Pour atteindre cette alternative, un moyen d'action reste à notre disposition : l'isolement.

Dès 1950, nous avons démontré que l'isolement est susceptible d'affecter la floraison (SIRONVAL, 1950). Nous nous proposons d'étudier son action de près.

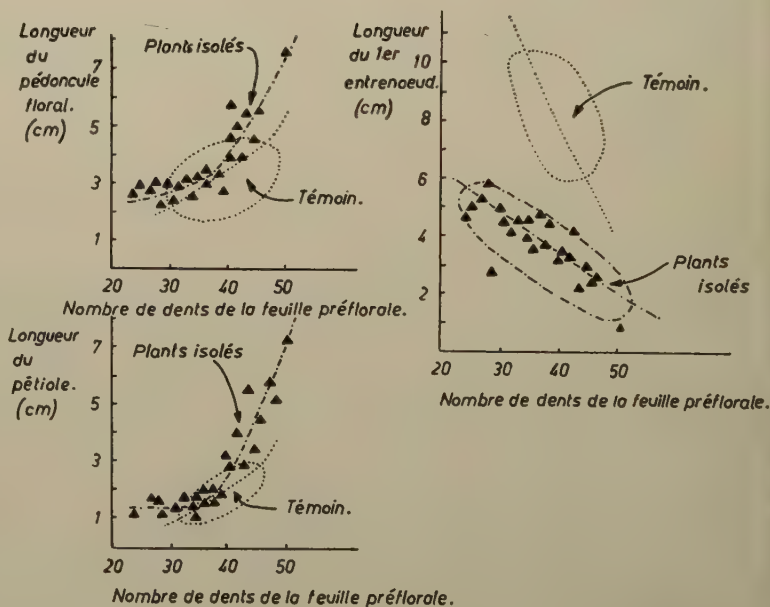
Notre but n'est pas d'obtenir l'avortement de la fleur terminale qui entraîne généralement aussi la mort du bourgeon axillaire de la feuille préflorale. Nous cherchons au contraire à maintenir en vie ce méristème, et à orienter ses activités dans le sens végétatif.

De nombreux essais ont conduit à pratiquer l'isolement des plants à un moment où la hampe florale est déjà partiellement constituée, possédant l'ébauche de sa fleur terminale, mais où le bourgeon axillaire de la feuille préflorale n'est pas encore différencié. Pour cela, il est nécessaire d'isoler le plant

lorsque la 3^e feuille commence à s'étaler. Nous avons traité de la sorte plusieurs centaines de plants. Ceci permet d'établir statistiquement les caractéristiques de la forme et de la floraison de la hampe florale après ce mode d'isolement.

Les dimensions des hampes sont modifiées par l'isolement, exactement comme chez les plants en 8 h ou chez les plants en contact avec une plante-mère en 8 h. Le premier entrenœud raccourcit et le pédoncule floral, ainsi que le pétiole de la feuille préflorale, s'allongent.

Le raccourcissement du premier entrenœud est absolument net. Le diagramme 34 donne la dimension du 1^{er} entrenœud en fonction du nombre de dents de la feuille préflorale. Chaque point représente une moyenne faite sur une dizaine de hampes florales.



Diagr. 34. — Effet de l'isolement des plants sur les principales dimensions des hampes florales.

L'aire de dispersion des témoins en contact dans les conditions normales de culture est indiquée par un trait pointillé (cfr. diagr. 31).

Chaque triangle représente la moyenne de 10 hampes ayant un nombre de dents déterminé à la feuille préflorale et appartenant à des plants isolés.

Pour un nombre de dents donné, le premier entrenœud est toujours nettement plus court chez les isolés que chez les témoins en contact. La famille des points représentant les isolés est distincte de celle représentant les témoins. La différence se marque évidemment dans les moyennes : chez les isolés, on trouve en moyenne 3,6 cm, contre près de 8 cm chez les témoins en contact. La longueur du premier entrenœud est réduite de moitié.

Les changements sont moins nets pour les longueurs respectives du pétiole et du pédoncule floral. Les valeurs moyennes accusent une légère augmentation par rapport au témoin pour la longueur du pétiole : près de 3 cm au lieu de 2; pour la longueur du pédoncule : 4 cm au lieu de 3. L'analyse statistique ne permet cependant pas d'affirmer la différence avec une grande sûreté.

Quoi qu'il en soit, les rapports entre les dimensions moyennes sont fortement modifiés par l'isolement. Le rapport entre la longueur du premier entrenœud et la longueur du pétiole vaut 1,21 contre 4,10 chez le témoin; de même, le rapport entre la longueur du premier entrenœud et la longueur du pédoncule floral vaut 0,89 chez les isolés contre 2,43 chez les témoins. On retrouve la diminution des rapports telle que nous l'avons déjà signalée chez les plants en 8 h de jour, ou chez les plants en contact avec une plante-mère en 8 h.

Les modifications dans les dimensions s'accompagnent de changements dans le nombre et la répartition des fleurs.

Au total, il y a en moyenne par hampe florale de plants isolés, 1,85 fleurs, alors qu'on en trouve 4,20 chez les témoins en contact. Si 100 est le nombre total des fleurs du témoin, l'isolé est représenté par 44.

La diminution est due essentiellement à la réduction extraordinaire de la floraison au bourgeon de la feuille préflorale. La répartition des fleurs chez les plants témoins en contact d'une part, et chez les plants isolés d'autre part, le montre.

Sur 100 fleurs, 39 seulement proviennent chez les isolés du bourgeon de la feuille pré-

florale contre 74 chez les témoins! Chez les isolés, plus de la moitié des 100 fleurs sont des fleurs terminales : 52 fleurs sur 100; alors que chez les témoins, 23 fleurs seulement sur 100 sont imputables à cette origine. Le reste des fleurs sont originaires du bourgeon qu'on trouve parfois au deuxième nœud de l'axe primaire.

L'extrême faiblesse de la floraison au bourgeon de la feuille préflorale apparaît mieux encore quand on répartit le nombre de fleurs des isolés par rapport au nombre total du témoin amené à 100 (tableau XL). Dans ce cas, 100 étant le nombre total des fleurs témoins, les isolés n'en ont que 44. Au bour-

TABLEAU XL

*Effet de l'isolement des plants
sur le nombre et la répartition des fleurs
dans la hampe florale*

(En % du témoin en contact.)

	Plants témoins en contact	Plants isolés
Fleurs terminales . .	23,2	22,8
Fleurs issues du bourgeon aissellier de la feuille préflorale. .	73,8	17,4
Fleurs issues du bourgeon aissellier du 2 ^e nœud parfois présent le long de l'axe primaire de la hampe	1,2	3,8
Total	100	44

geon de la feuille préflorale, il y en a près de 74 chez le témoin, contre 17 seulement chez les isolés. Le nombre de fleurs est diminué de 4 fois.

Si on examine les faits de plus près, on constate que dans 40 à 60 % des cas (et dans certaines séries, jusqu'à 80 à 85 % des cas) *le bourgeon de la feuille préflorale des plants isolés croît végétativement : il reste vivant et ne fait pas de fleurs, mais seulement des feuilles trifoliées*. D'ailleurs, même dans les autres cas où il arrive à fleurir, il n'y a jamais que peu de fleurs à ce bourgeon des plants isolés : le plus souvent 1; rarement 2 ou 3; exceptionnellement plus de 3. Sur une série de 116 hampes florales de plants isolés, nous comptons par exemple, 9 hampes présentant 2 fleurs au bourgeon de la feuille préflorale et 8 présentant 3 fleurs, soit 17 hampes à 2-3 fleurs (14 % seulement). En général, la proportion se situe aux environs de 10-15%.

Dans la même série, nous ne rencontrons pas une seule fois une hampe de plus de 3 fleurs. En 1954, sur 300 hampes florales de plants isolés, échelonnés durant toute la bonne saison, nous n'avons rencontré qu'une seule fois un bourgeon donnant 4 fleurs.

La présence fréquente de feuilles trifoliées en lieu et place des boutons floraux du bourgeon axillaire de la feuille préflorale correspond à la réalisation de l'alternative (floral-végétatif) recherchée.

Il est aisé de montrer que la production de feuilles par le bourgeon n'est pas le résultat de l'avortement d'un bouton qui préexistait. La formation d'un bouton est toujours simultanée à celle de feuilles simples, bractéiformes, généralement bi- ou monofoliées. Ce ne sont pas de telles feuilles qu'on trouve lorsque le bourgeon pousse végétativement, mais bien des feuilles trifoliées, parfaitement normales.

RÉSUMÉ

Nos expériences en vue de provoquer des déficiences expérimentales dans la floraison des plants nous conduisent aux conclusions principales suivantes :

A. Nous confirmons entièrement nos observations de 1950 : *le plant doit être en contact avec la plante-mère en fleurs pour fleurir normalement*. Il en reçoit sans doute quelque chose qui favorise sa floraison.

B. Nous montrons en outre que pour fleurir normalement en contact de sa plante-mère, il faut que le plant et la plante-mère soient simultanément tous deux dans des conditions de milieu normales en jours longs. *On peut nuire à la floraison, soit en plaçant le plant en jours courts — la plante-mère restant en jours longs; soit en plaçant la plante-mère en jours courts — le plant restant en jours longs.*

C. Que l'on procède par l'application de jours courts ou par isolement, on obtient d'une manière générale les effets suivants :

1. Les dimensions des hampes changent, notamment la longueur du premier entrenœud.

2. On aboutit à l'installation de rapports anormaux entre les dimensions des organes primaires.

3. On constate une diminution de la capacité à fleurir. Cette diminution affecte essentiellement le méristème du bourgeon de la feuille préflorale de la hampe.

D. Les effets ne sont cependant pas identiques dans les trois interventions que nous avons expérimentées. En particulier, *l'isolement agit sur la floraison avec plus de netteté* : la transformation végétative du méristème du bourgeon aissellier de la feuille préflorale peut être obtenue dans ce cas avec un pourcentage élevé.

CHAPITRE III

Mise au point d'un test permettant d'apprécier l'activité d'extraits végétaux sur la floraison

Le plant isolé réalise d'une manière courante l'alternative (floral-végétatif). Nous avons cherché à l'utiliser comme test pour mettre en évidence et mesurer l'activité florigène éventuelle d'un produit quelconque. Une substance active, ajoutée au plant isolé, devrait rétablir sa floraison.

Mais, pour observer cette activité avec sûreté, il faut absolument que l'effet soit évident : l'état de floraison des plants isolés témoins doit se distinguer nettement de l'état de floraison des plants isolés traités. Chaque série témoin et chaque série traitée doit être représentable par un chiffre; ce chiffre doit

se retrouver constant pour diverses répétitions de séries identiques.

Ceci pose deux problèmes :

1. Le problème de la standardisation des plants en expérience.
2. Le problème de l'expression correcte des résultats, c'est-à-dire de la représentation exacte de l'intensité de la floraison dans les séries.

Nous exposons successivement les solutions apportées à ces problèmes.

I. LA STANDARDISATION DES PLANTS EN EXPÉRIENCE

La manière dont on isole les plants n'est pas sans importance pour les caractéristiques de leur floraison. Nous avons insisté sur cet aspect des choses à plusieurs reprises (voir SIRONVAL, 1950) : l'âge du plant au moment de l'isolement est capital. Ainsi, comme nous l'avons constaté au chapitre II (3^e partie), pour obtenir des plants dont la fleur principale fleurit au bout de l'axe primaire et dont le bourgeon axillaire de la feuille préflorale

donne cependant un nombre élevé de croissance végétative (foliaire), il faut isoler au moment où la 3^e feuille commence à s'étaler.

Le principe de notre sélection est le suivant :

- 1) Nous prenons en considération les plants qui se forment à l'extrémité de filets issus directement de la plante-mère. On rejette les plants des filets secondaires.

2) Parmi ces plants, nous choisissons ceux qui ont étalé leurs deux premières feuilles un certain nombre de jours après le début de la croissance du filet.

3) Enfin, parmi ces derniers, nous sélectionnons ceux qui se révèlent capables de former des racines en un certain temps.

En pratique nous procédons comme suit :

Les plantes-mères en fleurs sont toutes simultanément débarrassées de leurs stolons. Environ trois jours après cette opération, de jeunes filets commencent à pointer en dehors du feuillage des plantes. Nous entourons les extrémités de ces filets, qui ont alors de 4,5 à 5 cm de long, d'une petite bague en plastic d'une certaine couleur (bleue par ex.). Trois jours plus tard, on sélectionne d'autres filets, marqués d'une autre couleur. Une autre sélection est encore faite trois jours plus tard, et ainsi de suite. Quelques jours après le repérage, le plant se forme. Au bout de sept jours, un certain nombre de plants comportent les deux premières feuilles étalées, la suivante étant au début de sa croissance. Ces plants sont maintenus par un fil à l'orifice supérieur d'un tube de verre enfoncé en terre et rempli d'eau ordinaire. Les autres plants sont éliminés.

Le contact de l'eau fait croître rapidement les racines, qui sont d'ailleurs préformées dans les tissus du filet, à la base de l'insertion de la 1^e feuille des plants. Tous les plants qui, dans les trois jours suivant la mise en tube, n'ont pas fait de racine sont éliminés. Les autres sont isolés (ils ont été marqués 10 jours plus tôt !) et repiqués dans des conditions standards.

Au début de nos essais, la sélection a été opérée en mettant les plants dans les tubes non pas 7 jours, mais 4 jours après le marquage des filets par une bague de couleur.

Le plant a alors sa 1^e feuille étalée, la 2^e étant en train de croître. On prélève dans les trois jours qui suivent (l'isolement a lieu 7 jours après le marquage). Cette méthode est impropre parce que les déchets sont considérables. Les plants qu'elle fournit sont frêles et beaucoup d'entre eux meurent. Son avantage est de procurer du matériel très fortement carencé du point de vue floral.

Les plants choisis sont repiqués dans des terrines d'éternit ayant 30 cm de côté et contenant un mélange de terre de jardin et de fumier consommé dans la proportion de 2 à 1. Les terrines comprennent 6 lignes de 6 plants (36 plants). Elles sont placées dans une serre ordinaire sur la tablette, près des vitres (fig. 14 et 15). Chacune est partagée en 2 zones : 1 zone témoin de 12 plants, et une zone traitée de 24 plants. Une plaque de verre de 15 cm de haut sépare les deux zones.

Après la collecte des plants dont les filets ont été marqués d'une couleur, on fait celle des plants marqués d'une autre couleur, qu'on a repéré 3 jours plus tard, et ainsi de suite, continuellement. La méthode permet d'avoir sans cesse à sa disposition un grand nombre de plants à peu près pareils.



Fig. 14. — La disposition, dans la serre, des terrines contenant les plants.

Les délais cités sont valables de mai à fin août. Ils sont quelque peu modifiés quand les expériences se poursuivent au delà du mois d'août. En septembre-octobre, la croissance du filet est plus lente; la mise en tube a lieu 12 jours après le placement du repère au sortir de la plante-mère. Isolés dans ces conditions, les plants de septembre-octobre sont à peu près comparables à ceux de la bonne saison. Il est cependant préférable de ne pas travailler en dehors de la bonne saison. Ceci oblige à concentrer les mesures sur un laps de temps relativement court. En 1954, nous avons sélectionné plus de 3.000 plants en 4 mois (de mai à fin août).

Les plants sélectionnés restent en terrine aussi longtemps que dure l'expérience :



Fig. 15. — Une terrine dans laquelle on vient de repiquer des plants isolés 10 jours après qu'ils ont été marqués (voir le texte). A droite, les plants seront traités; à gauche, les témoins.

45 jours. Ils sont arrosés à l'eau ordinaire selon la technique des jardiniers. Les filets secondaires qu'ils émettent sont coupés.

II. L'EXPRESSION DE L'INTENSITÉ DE LA FLORAISON DES PLANTS ISOLÉS

Une fois les plants sélectionnés et isolés, il importe d'exprimer correctement l'état des floraisons. Nous nous sommes placé à deux points de vue : nous avons considéré d'une part les bourgeons axillaires de la feuille préflorale seuls, et d'autre part, l'ensemble des bourgeons susceptibles de donner une fleur.

1. Dans le premier cas, nous mesurons d'une manière stricte la fréquence du passage d'un méristème précis de l'état sexué (floral) à l'état végétatif (foliaire) — ou inversement, de l'état végétatif à l'état sexué (après traitement).

Toutes les hampes qui ont poussé immédiatement après l'isolement — les premières hampes des plants — sont examinées (à l'exception de celles où l'avortement est total),

et les fleurs formées sont comptées. On note à part celles qui proviennent des bourgeons aisseliers des feuilles préflorales. L'examen se fait 45 jours après l'isolement.

L'effet de l'isolement sur le nombre de fleurs initiées est exprimé en % de la floraison normale des premières hampes florales de plants en contact avec une plante-mère sexuée.

2. Dans le 2^e cas, nous nous plaçons à un point de vue plus large. Nous partons du fait que chaque fleur correspond à un méristème qui passe d'un fonctionnement végétatif à un fonctionnement sexué et nous admettons que le décompte du nombre total des fleurs (ici 45 jours après l'isolement) est une mesure de la fréquence de cette transformation.

Ce décompte a une valeur pratique immédiate, puisqu'il donne la quantité de fleurs formée en 45 jours par le plant, ou si l'on veut, le nombre de fruits possibles, en quelque sorte la fertilité du plant.

Tous les plants isolés sont examinés en considérant toutes les fleurs : celles de la 1^e hampe florale, comme celles de la 2^e hampe florale se formant parfois dans les 45 jours après l'isolement.

III. LES RÉSULTATS DE LA SÉLECTION

La technique de standardisation des plants isolés permet d'obtenir de bons résultats. Beaucoup de hampes florales cessent de faire des fleurs aux bourgeons aisselliers des feuilles préflorales; mais les bourgeons ne meurent pas : ils fonctionnent d'une manière nouvelle, végétative, et construisent une série de feuilles.

L'intensité de cette altération est constamment trouvée la même pour des séries successives de plants isolés (bagués de rouge, bleu, vert, etc...).

Le tableau XLI donne la floraison de 4 séries. On trouve qu'au bourgeon de la feuille préflorale, elles est partout réduite à 16,9-17,9 % du nombre de fleurs total des plants normaux en contact.

La grande similitude des chiffres est confirmée par la considération de l'ensemble des fleurs des hampes (voir aussi le tableau XLVIII, p. 191).

On peut donc affirmer que, *par notre procédé, l'isolement réduit la production des fleurs d'une manière reproductible et parfaitement réglable* : il diminue d'un peu plus de deux fois la capacité de fleurir de la hampe entière et d'environ 5 fois celle du bourgeon aissellier de la feuille préflorale, qui fonctionne d'ailleurs végétativement dans 30 à 40 % des cas.

Nous disposons ainsi d'un test dont la floraison est suffisamment réduite d'une manière régulière et homogène pour qu'une activité florigène puisse être mise en évidence

TABLEAU XLI

Intensité de la floraison de la première hampe florale dans quelques séries de plants-tests isolés 10 jours après le marquage du filet.

(En % de la floraison normale des plants en contact; moyennes sur 48 plants.)

N ^o des séries	Nombre de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale	Nombre total des fleurs de la hampe florale
1	16,9	43,1
2	17,8	43,5
3	17,9	43,8
4	17,1	43,7
Plant-témoin en contact	73,8	100

avec la sûreté désirable. Dans ce test, un bourgeon bien défini, le bourgeon aissellier de la feuille préflorale, ne fleurit plus que très sporadiquement.

CHAPITRE IV

La mesure de l'activité florigène de l'extrait insaponifiable brut (utilisation du plant-test)

Nous sommes maintenant en mesure d'étudier, dans de bonnes conditions, l'activité d'un extrait quelconque sur la floraison.

Des résultats intéressants ont été obtenus avec la fraction insaponifiable brute des feuilles des fraisiers en fleurs.

L'insaponifiable est, chimiquement, un mélange fort complexe.

Nous exposons d'abord la méthode qui sert à son obtention; nous montrons ensuite comment il est appliqué sur les plants; et enfin, quels effets il produit.

I. LES TECHNIQUES UTILISÉES

1. La préparation de l'extrait insaponifiable.

Nous prélevons une série de feuilles adultes ou vieillissantes de plantes en fleurs en juillet-août. Ce sont de grandes feuilles vigoureuses et saines. Elles contiennent, lorsqu'on les observe au microscope, après saponification, une grande quantité d'une huile jaune qui se présente sous forme de gouttelettes dans chaque cellule (voir SIRONVAL, 1950).

Les feuilles sont finement découpées en lambeaux et placées dans un récipient dans lequel nous versons une solution de potasse à 20 % dans de l'acool à 40 % de manière à les recouvrir largement. Le tout séjourne pendant 48 h à la température du laboratoire.

Après ce laps de temps, nous broyons minutieusement dans un grand mortier. Nous

extrayons alors dans une ampoule à décantation à l'aide d'éther de pétrole léger jusqu'à épuisement. Nous concentrons les diverses portions d'éther de pétrole et nous les réunissons. L'insaponifiable est alors soigneusement lavé à l'eau, repris dans de l'éther, puis séché sous vide. Une fois sec, il est pesé et mis en solution pour les essais.

2. L'application de l'extrait.

Dans les premiers essais, l'application de l'extrait brut non dissous a été faite à l'aide d'un pinceau sur les feuilles adultes des plants isolés. Il a été constaté que les jeunes feuilles en croissance ne supportent pas ce traitement. Elles subissent divers dommages ressemblant à des brûlures.

Nous avons ensuite essayé d'asperger le bouquet de feuilles par une solution de concentration connue. Il s'est avéré possible d'appliquer une solution dans de l'éther de pétrole en évaporant immédiatement le solvant à l'aide d'une soufflerie d'air. Dans ces conditions, les dommages sont faibles. Améliorant encore la technique, nous avons finalement remplacé l'éther de pétrole par de l'éther sulfurique. Les brûlures sont ainsi évitées et l'extrait est appliqué avec beaucoup de régularité.

Actuellement, il semble convenable de procéder comme suit : 50 mg de l'extrait insaponifiable sec sont dissous dans 100 cc d'éther sulfurique. Au moment de leur isolement, on fait une première aspersion des plants (par exemple, de 25 plants) avec 25 à 30 cc de la solution. On répète l'aspersion tous les trois jours, chaque fois avec 25 à 30 cc de solution. A chaque aspersion, la solution est ramenée à 100 cc avec de l'éther pur.

Evidemment, par cette méthode, l'insaponifiable se dilue d'aspersion en aspersion. En un mois, la dilution devient très grande. On cesse alors les traitements, la majeure partie des 50 mg d'insaponifiable ayant été donnée aux plants.

3. Le dispositif expérimental.

Les plants sont disposés en terrines (voir p. 179, fig. 15) et chaque terrine est divisée en deux lots. L'un des lots est traité; il comporte 24 plants. L'autre est témoin : 12 plants. On dispose, par exemple, pour un essai, 4 séries différentes de 24 plants traités en face de 4 séries témoins de 12 plants. Les 4 séries témoins sont partagées en deux groupes : l'un ne reçoit absolument rien; l'autre est aspergé avec le solvant éther sulfurique pur. Les deux groupes de témoins donnent toujours le même résultat, le solvant ne favorisant pas la floraison. Nous les confondons dans la suite de l'exposé.

II. LES RÉSULTATS

Nos premiers essais datent de 1952. Ils se sont poursuivis en 1953, 1954 et 1955. Notre technique s'est progressivement précisée au cours de ces essais.

Nous exposons d'abord un résultat obtenu en 1952, puis divers exemples de chiffres trouvés plus tard, à un moment où la méthode était déjà améliorée, pour terminer avec une série de données récentes.

1. Les premières expériences.

Dans les premières expériences, nous nous sommes contenté de noter l'aspect végétatif, ou floral, des formations issues du bourgeon aissellier de la feuille préflorale. Nous avons également noté les dimensions principales des hampes.

Le tableau XLII donne un résultat comportant 15 plants test traités et 15 témoins préparés par séparation 7 jours après le repérage des filets par une bague en plastic (voir p. 178).

Il s'est développé 13 hampes chez les traités, et 12 chez les témoins. Les hampes témoins présentent 9 bourgeons végétatifs, produisant uniquement des feuilles (on donne entre parenthèses, au tableau XLII, le nombre de dents de la 1^e feuille trifoliée issue de l'activité de ces bourgeons); deux bourgeons donnent des fleurs; le dernier avorte et meurt, ne manifestant aucune croissance.

Les choses sont inversées chez les 13 hampes traitées. Ici, 9 bourgeons donnent des fleurs, 3 restent végétatifs et un avorte.

L'effet du traitement se marque aussi si on considère les dimensions. Chez les traités,

TABLEAU XLII

Action de l'insaponifiable sur la floraison du bourgeon aissellier de la feuille préflorale et sur trois dimensions des hampes des plants isolés 7 jours après le marquage du filet.

(Résultat d'une expérience préliminaire).

N° d'ordre des plants isolés	PLANTS ISOLÉS TÉMOINS				PLANTS ISOLÉS TRAITÉS (25 mg d'insaponifiable par 13 plants)			
	Présence d'une FLEUR (+) au bourgeon de la feuille préflorale	Dimensions (cm)			Présence d'une FLEUR (+) au bourgeon de la feuille préflorale	Dimensions (cm)		
		du premier entrenœud	du pétiole de la feuille préflorale	du pédoncule floral terminal ¹		du premier entrenœud	du pétiole de la feuille préflorale	du pédoncule floral terminal ¹
1	— (48) ²	0,2	4,2	5,6	+	1,8	1,5	2,7
2	— (36)	0,3	6,0	7,8	+	2,8	2,2	3,5
3	— (44)	0,5	4,0	5,5	+	3,5	1,5	2,0
4	— (34)	0,4	6,1	5,3	+	1,9	1,4	3,5
5	— (34)	0,5	3,6	6,1	— (28) ²	1,6	1,9	2,9
6	— (42)	0,5	4,0	5,0	+	3,5	0,6	1,6
7	— (37)	0,4	3,7	4,8	+	2,7	1,0	1,7
8	— (31)	1,3	2,0	1,6	— (32)	0,5	4,2	3,5
9	+	2,0	2,0	3,8	+	1,3	1,2	3,3
10	+	3,1	2,0	2,6	+	3,3	2,5	3,5
11	(avorté)	2,1	1,0	2,2	— (33)	1,2	1,1	0,9
12	— (28)	0,6	7,2	10,0	(avorté)	0,8	1,3	(avorté)
13					+	1,4	3,2	2,3
Total . . .	2 +	11,9	45,8	60,3	9 +	26,3	23,6	31,4
Moyenne .		0,99	3,8	5,0		2,2	1,8	2,6

1. Chaque hampe porte, selon notre technique, un pédoncule floral supportant la fleur terminale; seule la floraison du bourgeon aissellier de la feuille préflorale est touchée par l'isolement du plant. 2. Entre parenthèses, le nombre de dents de la première feuille que le bourgeon de la feuille préflorale construit lorsqu'il pousse végétativement (—).

la longueur du premier entrenœud de l'axe primaire est augmentée, tandis que les dimensions du pédoncule floral terminal et du pétiole de la feuille préflorale raccourcissent.

Le tableau LXII indique que le nombre de dents de la première feuille initiée par les bourgeons aisselliers de la feuille préflorale qui croissent végétativement (chiffres entre parenthèses) est toujours élevé (entre 30 et 40 dents) : il ne s'agit pas du tout d'une feuille réduite, comme on en aurait trouvé s'il y avait avortement d'un bouton floral préformé.

Il n'y a aucun doute : chez le plant isolé non traité, le méristème est orienté végétativement, et le traitement modifie cette orientation dans le sens de la floraison.

2. Les résultats obtenus par l'isolement des plants 7 jours après leur marquage par une bague.

Dans les premières expériences, l'action positive est nette, mais il n'y a aucune mesure de l'activité florigène. Ceci tient au fait que les plants ne sont pas sélectionnés systématiquement.

L'application des méthodes de sélection a apporté une précision plus grande et a permis d'évaluer l'activité. Nous avons d'abord effectué une série d'isolements de plants 7 jours après le marquage par une bague de couleur. Les expériences faites de cette manière sont très caractéristiques. Le tableau XLIII donne les résultats d'une première expérience qui porte sur 20 plants isolés témoins et 20 traités. De ces plants, un certain nombre meurent. La mortalité élevée est la conséquence de l'isolement hâtif, 7 jours après le marquage des filets. 15 plants témoins et 14 traités restent vivants au terme de l'expérience, après 45 jours de culture.

Un certain nombre de plants vivants n'ont pas donné de hampes florales : 5 sur 15 chez les témoins ; 2 sur 14 chez les traités. Les hampes avortent un peu moins chez les traités. Nous le savons déjà depuis 1950-1951 (voir SIRONVAL, 1950) et c'est sur ce phénomène que nous nous étions antérieurement basé pour affirmer l'activité de l'extrait.

Les 10 hampes florales témoins et les 12 hampes traitées dont nous disposons sont examinées en ce qui concerne le bourgeon de la feuille préflorale. Dans un certain nombre de cas, le bourgeon avorte ; il ne pousse ni sous une forme feuillée, ni sous une forme florale. Sur 10 hampes témoins, il y a 4 cas de ce genre. Sur les 12 hampes traitées, un seul cas. Cette circonstance est fortuite, elle peut être complètement inversée, ainsi que nous le verrons plus loin.

Reste à examiner les bourgeons. Les 6 bourgeons témoins comprennent 5 bourgeons végétatifs (foliaires) et un bourgeon sexué (floral) qui a grandi et a donné une fleur unique. La dominance des bourgeons végétatifs est nette. La situation est renversée chez les traités. On dispose ici de 11 bourgeons : un seul est végétatif. Les 10 autres sont sexués et leur fonctionnement ne donne pas seulement une fleur unique ! Certes, dans la majorité des cas (7), la fleur est unique ; mais on trouve aussi un cas à deux fleurs, un cas à 3 fleurs et même un cas à 4 fleurs !

Chez les témoins, le nombre moyen de fleurs par bourgeon est de 0,16 contre 1,45 chez les traités. En % du nombre total des fleurs d'une hampe florale normale, appartenant à un plant en contact, les témoins font 3,8 fleurs au bourgeon de la feuille préflorale et les traités 34,5 ! On a pratiquement décuplé le nombre de fleurs par l'application de l'extrait insaponifiable.

L'expérience fait bien ressortir cependant le désavantage que présente l'isolement hâtif des plants. Partant de 20 plants, nous ne pouvons tenir compte finalement que de 6 bourgeons chez les témoins et de 11 chez les traités. La mortalité des plants, l'avortement des hampes entières, l'avortement des bourgeons sont trop nombreux ; les déchets sont trop grands. On doit faire une consommation abusive de plants, et partir de séries très considérables.

Voici un autre exemple relatif à une expérience réalisée sur 40 plants témoins et 40 traités (Tableau XLIV.) La culture a été mieux conduite que dans l'expérience précédente, ce qui a permis de retrouver au bout

TABLEAU XLIII

Mesure de l'activité florigène de l'insaponifiable brut : 1^{re} expérience ;
isolement 7 jours après le marquage du filet.

(Résultat relevé 45 jours après l'isolement des plants.)

	Plants isolés TÉMOINS	Plants isolés TRAITÉS (50 mg d'insaponifiable par 20 plants)
Nombre de plants en expérience	20	20
dont : restés vivants	15	14
Nombre de plants ayant donné une première hampe florale	10	12
dont : ayant un bourgeon vivant à l'aisselle de la feuille préflorale	6	11
se répartissant comme suit :		
végétatifs	5	1
sexués	1	10
Nombre total de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale	1	16
se répartissant comme suit :		
nombre de bourgeons à :		
1 fleur	1	7
2 fleurs	0	1
3 fleurs	0	1
4 fleurs	0	1
Nombre moyen de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale	$\frac{1}{6} = 0,16$	$\frac{16}{11} = 1,45$
Nombre de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale en % du témoin en contact	3,8	34,5

TABLEAU XLIV

Mesure de l'activité florigène de l'insaponifiable brut : 2^e expérience ;
isolement 7 jours après le marquage du filet.

(Résultat relevé 45 jours après l'isolement des plants).

	Plants isolés TÉMOINS	Plants isolés TRAITÉS (85 mg d'insaponifiable par 40 plants)
Nombre de plants en expérience	40	40
dont : restés vivants	37	35
Nombre de plants ayant donné une première hampe florale	18	33
dont : ayant un bourgeon vivant à l'aisselle de la feuille préflorale	16	23
se répartissant comme suit :		
végétatifs	14	6
sexués	2	17
Nombre total des fleurs au bourgeon de la feuille préflorale	2	25
se répartissant comme suit :		
nombre de bourgeons à 1 fleur	2	10
2 fleurs	0	6
3 fleurs	0	1
Nombre moyen de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale	$\frac{2}{16} = 0,12$	$\frac{25}{23} = 1,09$
Nombre de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale en % du témoin en contact	2,8	25,9

de 45 jours, 37 plants vivants témoins et 35 traités.

Mais à nouveau, un grand nombre de hampes florales avortent chez les témoins :

feuille préflorale : 2 bourgeons avortent sur 18 chez les témoins, 10 sur 33, chez les traités. La proportion d'avortement est ici plus élevée chez les traités. Finalement, on dispose chez



Fig. 16. — Aspect après 45 jours de culture de plants-témoins isolés 10 jours après le marquage des filets.

On voit qu'il y a 3 types de plants. Dans le premier type (1 et 2 sur la figure), la hampe croît à peu près normalement; la fleur terminant l'axe primaire de la hampe (flèche) s'ouvre, mais le bourgeon axillaire de la feuille préflorale (F) donne une feuille trifoliée (f) puis meurt. Dans le 2^e type (3 et 4), la hampe est tout à fait anormale : la fleur terminant l'axe primaire avorte (flèche) et le 1^{er} entrenœud de l'axe primaire reste court; le bourgeon de la feuille préflorale (F) donne une série de feuilles (f) trifoliées. Dans le 3^e type (5 et 6 sur la figure), la croissance de la hampe est bonne; le 1^{er} entrenœud de l'axe primaire s'allonge et la fleur terminant l'axe primaire (flèche) s'ouvre au bout d'un long pédoncule; le bourgeon de la feuille préflorale (F) donne à nouveau une série de feuilles (f) trifoliées.

il ne s'en forme que 18 sur 37 plants, soit 19 avortements. L'effet favorable de l'insaponifiable est à cet égard bien marqué : il n'y a que deux avortements sur 35 hampes traitées.

En outre, on constate dans quelques cas l'avortement des bourgeons aisselliers de la

les témoins de 16 bourgeons vivants, et de 23 chez les traités. Ce sont ces bourgeons qui sont examinés.

Sur les 16 bourgeons vivants du témoin, 2 seulement ont donné une fleur unique; les 14 autres forment des feuilles et sont végéta-



Fig. 17. — Plants isolés traités (50 mg d'insaponifiable par 24 plants) correspondant à ceux de la fig. 16 photographiés après 45 jours de culture. On remarque que les bourgeons axillaires des feuilles préflorales (F) donnent des fleurs (fl) souvent encore en bouton au moment de la photo.

tifs. Au contraire, sur les 23 bourgeons traités, 6 seulement sont végétatifs : 17 fleurissent, dans certains cas abondamment, puisque, si 10 de ces bourgeons ont fourni une seule fleur, 6 en ont donné 2, et 1 a donné 3 fleurs.

Le nombre moyen de fleurs au premier nœud se situe à 0,12 chez le témoin, contre 1,09 chez le traité. En exprimant le résultat en % du témoin en contact, on trouve chez le témoin isolé : 2,8 fleurs au bourgeon aissellier de la feuille préflorale, contre 25,9 chez le traité. A nouveau le traitement a presque décuplé le nombre de fleurs. Son effet est clair.

Les figures 16 et 17 donnent une idée de la façon dont la floraison se présente à la fin de l'expérience chez les plants isolés témoins (fig. 16) et traités (fig. 17). Chez les témoins, on rencontre essentiellement 3 types de plants

qui sont décrits sous la figure 16; tous présentent au moins une feuille trifoliée au bourgeon aissellier de la feuille préflorale. Par contre, chez les traités, le bourgeon de la feuille préflorale fonctionne autrement : il pousse très régulièrement au moins une fleur absolument normale (fig. 17).

3. Les résultats obtenus par l'isolement des plants 10 jours après le marquage du filet par une bague.

L'isolement des plants 7 jours après leur marquage se fait avec un grand déchet, ce qui oblige à en préparer un nombre très élevé et limite d'autant l'utilisation du test. Pour être pratique, le test doit éviter le gaspillage, d'autant plus que la production et la sélection

TABLEAU XLV

*Mesure de l'activité florigène de l'insaponifiable brut : 3^e expérience ;
isolement 10 jours après le marquage du filet.*

(Résultat relevé 45 jours après l'isolement des plants.)

	Plants isolés TÉMOINS	Plants isolés TRAITÉS (50 mg d'insaponifiable par 24 plants)
Nombre de plants en expérience	24	24
dont : restés vivants	24	24
Nombre de plants ayant donné une première hampe florale	24	24
dont : ayant un bourgeon vivant à l'aisselle de la feuille préflorale	19	21
se répartissant comme suit :		
végétatifs	9	5
sexués	10	16
Nombre total de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale.	12	23
se répartissant comme suit :		
nombre de bourgeons à 1 fleur	8	10
2 fleurs	2	5
3 fleurs	0	1
Nombre moyen de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale	$\frac{12}{19} = 0,63$	$\frac{23}{21} = 1,09$
Nombre de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale en % du témoin en contact	15,0	25,9

des plants demandent un soin et une main-d'œuvre constante. L'isolement 10 jours après le marquage évite cet inconvénient. Nous l'avons appliqué sans déchet sensible.

Le tableau XLV décrit le cas d'une expérience portant sur 24 plants témoins et 24 plants traités, dans laquelle tous les plants sont restés vivants et ont donné chacun une hampe florale. Les hampes n'ont pas toutes fourni un bourgeon de la feuille préflorale vivante (on en trouve 19 chez les témoins et 21 chez les traités), mais le déchet est faible. Les bourgeons témoins sont végétatifs dans 9 cas, et floraux dans 10 cas. Les cas où le bourgeon fleurit sont plus nombreux que lorsqu'on isole 7 jours après le marquage; le fait d'isoler au 10^e jour favorise la floraison naturelle dans une mesure notable.

Cependant, l'action de l'extrait insaponifiable est parfaitement repérable. En effet, chez les traités, le nombre de bourgeons végétatifs s'abaisse à 5 sur 21 : la grosse majorité, soit 16 bourgeons, donnent des fleurs.

L'effet apparaît renforcé lorsqu'on examine le nombre des fleurs. Les témoins, lorsqu'ils fleurissent, fournissent presque toujours une seule fleur; il y a 2 cas donnant 2 fleurs. Par contre, les traités donnent souvent 2 fleurs (5 cas) et même 3 fleurs (1 cas).

En moyenne, le nombre de fleurs par hampe florale est de 0,63 chez les témoins contre 1,09 chez les traités. En % du nombre de fleurs total d'un plant en contact, on trouve 15,0 fleurs chez les témoins, contre 25,9 chez les traités. L'augmentation due au traitement représente 54 % de la valeur du témoin. Elle est moins nette que dans le cas où le plant est isolé 4 jours après le marquage, bien qu'en pratique, une augmentation de 50 % du nombre des fleurs est un résultat suffisamment convaincant.

Le tableau XLVI reprend plusieurs mesures réalisées avec une même quantité (50 mg) de 4 extraits insaponifiables différents obtenus à partir de feuilles prélevées en diverses saisons et appliqués par 24 plants. Les 4 témoins donnent à peu près la même valeur, ce qui permet de mettre en évidence avec certitude que les traitements n'ont pas exac-

tement le même effet. On peut dire que l'extrait essayé dans la mesure (4), est plus actif, tandis qu'au contraire, l'extrait essayé en (2) l'est nettement moins. Le test fournit une mesure qui paraît satisfaisante, grâce à la bonne stabilité des valeurs témoins.

TABLEAU XLVI

Effet du traitement par divers extraits insaponifiables sur l'intensité de la floraison du bourgeon de la feuille préflorale; isolement 10 jours après le marquage du filet.

(En % de la floraison normale des plants en contact; moyennes sur 48 plants; résultats relevés 45 jours après l'isolement).

N ^o des extraits	Floraison des plants isolés témoins	Floraison des plants isolés traités (50 mg d'insaponifiable par 24 plants)	Diffé- rence traités — témoins
1	16,8	25,9	+ 9,1
2	17,8	21,5	+ 3,7
3	17,9	29,2	+ 11,3
4	17,1	30,2	+ 13,1

Notons qu'on peut par ailleurs se convaincre de l'action positive de l'insaponifiable en considérant séparément les divers degrés de floraison au bourgeon aissellier de la feuille préflorale. Dans l'ensemble de nos essais, le nombre de fleurs issues de ce bourgeon se répartissent comme nous l'indiquons au tableau XLVII. Ce tableau montre que le traitement — en abaissant le pourcentage des bourgeons végétatifs et en augmentant d'autant le pourcentage des bourgeons à 2 fleurs — agit bien en orientant le méristème vers des activités florales.

Cette constatation est renforcée si on considère l'ensemble de la floraison des plants.

Dans nos essais, au bout de 45 jours, la fréquence des plants ayant fait une 2^e hampe florale s'est élevée à 6 % chez les plants tests-témoins isolés; mais elle a été de 25 % dans certaines séries traitées.

TABLEAU XLVII

Fréquence des bourgeons aisselliers de la feuille préflorale - végétatifs ou à 1, 2 ou 3 fleurs - selon qu'on traite ou non par l'insaponifiable brut; isolement 10 jours après le marquage du filet.

(Fréquence exprimée par 100 bourgeons; résultats relevés 45 jours après l'isolement.)

État des bourgeons	Plants isolés témoins	Plants isolés traités (50 mg d'insaponifiable par 24 plants)	Différence : traités — témoins
végétatif	42,8	23,3	— 19,5
à une fleur	48,5	47,6	— 0,9
à 2 fleurs	5,5	24,3	+ 18,8
à 3 fleurs	3,2	4,8	+ 1,6
Total . .	100	100	—

Le tableau XLVIII donne le nombre total des fleurs présentes par plant en 45 jours dans 7 essais différents. On retrouve une bonne constance des chiffres. Pour l'ensemble, qui représente environ 350 plants témoins et 350 traités expérimentés, l'augmentation du nombre global des fleurs chez les plants traités est de 50 % environ du chiffre témoin.

L'augmentation globale voile pourtant quelque peu l'effet réel : on y tient compte de

toutes les fleurs, y compris la fleur terminale de la première hampe florale que notre technique laisse obligatoirement chez les témoins comme chez les traités. Si on fait abstraction de cette fleur (présente d'avance), les témoins

TABLEAU XLVIII

Effet du traitement par l'insaponifiable sur le nombre total des fleurs initiées par plant isolé.

(Résultats relevés 45 jours après l'isolement; moyennes sur 48 plants).

N° des séries	Plants-test TÉMOINS	Plants-test TRAITÉS (50 mg d'insaponifiable par 24 plants)
1	1,45	2,50
2	1,20	2,50
3	1,95	2,58
4	1,77	2,00
5a	1,91	2,27
5b	—	2,33
7	1,90	2,58
Moyenne	1,69	2,40

font, en valeur absolue, en moyenne 0,69 fleurs sur la 1^e hampe florale et éventuellement sur la 2^e, tandis que les traités en font 1,40. Le nombre total de fleurs supplémentaires est plus que doublé.

Signalons que l'action de l'extrait sur la floraison est accompagné de modifications des dimensions des hampes. Il s'agit d'une corrélation générale entre la floraison et les dimensions qui se fait dans le sens que nous

avons décrit à plusieurs reprises et sur laquelle il n'est pas nécessaire d'insister.

Ainsi, il est absolument certain que *l'extrait insaponifiable de plantes en fleurs agit favorablement sur la floraison des plants isolés*. Non seulement cet extrait appliqué aux feuilles

des plants peut empêcher l'avortement de boutons préformés comme nous l'avons montré dès 1950-1951, mais *il est aussi capable d'agir sur le fonctionnement de méristèmes dont la vocation est encore végétative et de les orienter dans le sens de la production de fleurs*.

CHAPITRE V

Essais sur l'activité de quelques fractions de l'extrait insaponifiable

Nous ne pouvons pas prétendre faire l'analyse complète de l'extrait insaponifiable brut.

Nous nous sommes limité à séparer quelques fractions afin d'en tester les effets sur la floraison.

I. FRACTIONNEMENT DE L'INSAPONIFIABLE BRUT

Classiquement, l'extrait insaponifiable contient des caroténoïdes, des stérols, des vitamines K et E, et des hydrocarbures. Nous avons préparé essentiellement les hydrocarbures et les stérols. Nous avons en outre recherché la vitamine E.

1. Préparation de la première fraction étudiée : les hydrocarbures.

L'addition d'alcool éthylique froid à la solution de l'extrait insaponifiable concentré dans l'éther de pétrole provoque la formation d'un précipité blanc qui se dépose facilement. On filtre ce précipité. La récolte est constituée de cristaux absolument blancs, très bien formés, souillés seulement de quelques impuretés. Les cristaux sont insolubles dans l'alcool éthylique. Ils sont peu solubles à froid dans l'éther de pétrole ou le benzène. Ils ne donnent pas la réaction de Lieberman, ni en

général aucune réaction des stérols. Ils résistent à l'attaque par H^2SO^4 concentré, même si on chauffe.

Remis en solution dans l'éther de pétrole, le produit cristallin n'est pas adsorbé par l'alumine et traverse rapidement une colonne chromatographique.¹ Il se partage en deux parts. La première passe en front; elle est éluée à l'éther de pétrole. La seconde passe lorsqu'on ajoute du benzène, de manière à réaliser le mélange Bz/EP (1/1). Le poids de la première part est plus élevé que celui de la seconde. 15 mg du mélange cristallin total précipité de l'insaponifiable par l'alcool, donne environ 9 mg du premier produit et 2 mg du second.

1. L'évaporation du solvant en bas de la colonne produit un refroidissement local suffisant pour provoquer une précipitation des hydrocarbures; souvent l'embouchure de la colonne s'obstrue. Il est nécessaire de chauffer un peu pour obtenir le passage. La chaleur de la main ou la proximité d'un bec Bunsen suffit à la remise en solution.

TABLEAU XLIX

Part pondérale prise par les hydrocarbures (a) et (b) dans l'insaponifiable total
(Insaponifiable de plantes en fleurs cultivées en plein air, en été.)

N° des mesures	Poids de l'insaponifiable brut analysé (mg)	Poids trouvé de			Part de (a + b) en % de l'insaponifiable brut
		a (mg)	b (mg)	(a + b) (mg)	
1	46,2	11,3	5,1	16,4	34
2	43,0	8,2	4,0	12,2	28
3	31,1	10,3	1,9	12,2	39
4	36,2	8,2	3,9	12,1	33

Par chromatographie successive, les 2 produits se purifient. Ils donnent les points de fusion suivants :

- produit (a) : 68 — 69°
- produit (b) : 66 — 67°

L'ensemble des propriétés (solubilité; indifférence à la réaction de Lieberman ou à l'attaque à l'acide sulfurique; non adsorption sur alumine) indiquent qu'il s'agit d'hydrocarbures.

De tels hydrocarbures ont été souvent trouvés chez les végétaux dans l'insaponifiable. Travaillant sur l'insaponifiable des cuticules de pommes, CHIBNALL et collaborateurs (1931) a isolé par chromatographie sur alumine — terre de foulon (5/1) un hydrocarbure qui n'est pas adsorbé, l'hentriacontane, dont le point de fusion est de 67-68° (des mesures d'autres auteurs donnent 68,1°). M. BOUILLENNE et O. LAZAR (1935) ont également obtenu, à partir de l'insaponifiable des carottes, un produit cristallin blanc absolument analogue au nôtre par ses propriétés de solubilité, par la facilité de sa cristallisation dans l'alcool éthylique, ainsi que par le point de fusion (59-60°, non corrigé). Les auteurs croient qu'il s'agit d'hentriacontane.

La non-adsorption des hydrocarbures par l'alumine permet de les séparer facilement

par chromatographie du mélange insaponifiable brut par élution à l'éther de pétrole. Les poids du composé a et du composé b se répartissent comme le montre le tableau XLIX qui concerne quelques échantillons différents. Dans l'ensemble, la fraction « hydrocarbures totaux » représente environ le 1/3 du poids de l'insaponifiable, ce qui est certainement très considérable.

2. La 2^e fraction étudiée : les stérols totaux.

La deuxième fraction dont nous avons étudié les effets sur la floraison des plants-tests contient la majorité des stérols de l'insaponifiable.

Nous l'obtenons, comme la première fraction, par la méthode chromatographique sur alumine. La chromatographie commencée pour la récolte des hydrocarbures est poursuivie en remplaçant le mélange 1/1 d'éther de pétrole et de benzène par du benzène pur.

Le benzène amène au bas de la colonne un produit donnant fortement la réaction de Lieberman. Lorsque les opérations sont bien conduites, le produit n'est pas fortement chargé de pigments : le carotène s'échappe auparavant, entre le passage du premier hydrocarbure et du second, tandis que la

lutéine et les époxydes restent adsorbés en haut de la colonne; ils ne sont enlevés que plus tard, à l'éther sulfurique par exemple.

Le méthanol précipite de la fraction Lieberman-positive une matière blanche. En solution dans du benzène ou de l'éther de pétrole, cette matière cristallise à froid, lentement. Son spectre d'absorption dans le chloroforme donne des maxima situés à 275-285 et 295 m μ , le maximum principal étant de 285 m μ . Ces chiffres sont identiques à ceux donnés par les stérols de cacao dans le même solvant, et par les stérols végétaux en général.

Les cristaux récoltés et séchés fondent entre 152 et 160°. Il s'agit certainement d'un mélange complexe. Sa chromatographie permet de séparer au moins deux fractions : l'une donne à la réaction de Lieberman une coloration verte; l'autre, une coloration nettement violette. Cette dernière fraction est la plus importante pondéralement; elle passe dans le chromatogramme en seconde position.

L'examen spectrophotométrique de la coloration obtenue par la réaction de Lieberman-Bouchard sur la fraction totale donne une courbe analogue à celle obtenue avec du cholestérol ou un mélange de stérols de cacao.

TABLEAU L

Part pondérale prise par la fraction stérique dans l'insaponifiable total.

(Insaponifiable de plantes en fleurs cultivées en plein air, en été.)

N° des mesures	Poids de l'insaponifiable brut analysé (mg)	Poids de la fraction stérique trouvée	Fraction stérique en % de l'insaponifiable brut
1	46,2	10,4	21
2	43,0	9,0	20
3	31,1	7,6	24
4	36,2	7,5	20

Cette courbe est très différente de celle qu'on obtient, dans les mêmes conditions, avec le lanostérol ou avec le carotène par exemple. Elle est caractérisée par deux sommets : l'un à 420 et l'autre vers 630 m μ et par un minimum aux environs de 500 m μ .

Ces divers caractères :

- la réaction de Lieberman;
- le point de fusion;
- le spectre d'absorption;

indiquent la nature stérique de la fraction isolée. Les cristaux ont d'ailleurs l'aspect caractéristique des phytostérols.

Le poids de la fraction stérique totale représente à peu près 20 à 25 % de l'insaponifiable sec, ainsi que le montre le tableau L.

3. La 3^e fraction étudiée : la vitamine E.

La façon dont nous extrayons l'insaponifiable total — sans précaution particulière — ne garantit pas qu'il contienne de la vitamine E. Ce produit est en effet instable, facilement oxydable, et il convient de le traiter rapidement en employant des précautions. Cependant, il se pourrait qu'on arrive à démontrer sa présence effective dans l'extrait.

La mise en évidence de la vitamine E est relativement facile. Le produit a un spectre d'absorption bien connu, et ses propriétés réductrices sont nettes.

Nous nous sommes servis d'une méthode employée pour le dosage et basée sur la chromatographie sur Floridine XS¹ (qui retient les caroténoïdes mais laisse passer la vitamine E), et sur la réaction de réduction du chlorure ferrique en présence d' $\alpha\alpha'$ dipyridil (EMMERIE et ENGEL, 1938).

On procède d'abord à la préparation de la Floridine XS. Ce produit est bouilli en présence de chlorure stanneux dans de l'HCl concentré, puis introduit dans la colonne chromatographique où il est soigneusement lavé à plusieurs reprises, d'abord à l'alcool

1. La Floridine XS est un produit dont les propriétés chromatographiques sont voisines de celles de la jagolithe française.

absolu, puis au benzène. Sur l'adsorbant ainsi préparé, on fait passer la fraction insaponifiable à chromatographier (contenant la vitamine E) dissoute dans du benzène. Les caroténoïdes sont retenus par la Floridine dans le haut de la colonne; ils y donnent une couleur bleue. On récolte d'abord, à la sortie de la colonne, la presque totalité du poids des hydrocarbures non adsorbés, dans les 25 premiers cc de benzène; dans les 50 cc suivants, une autre quantité, beaucoup plus faible de ces produits, et enfin, la presque totalité des stérols dans les 100 cc suivants. Une activité réductrice nette apparaît dès les premières fractions de la zone de tête où passent les hydrocarbures; elle diminue pour devenir nulle au bout de 50-75 cc environ.

Les fractions réductrices réunies sont dissoutes dans l'alcool éthylique et séparées des hydrocarbures, que ce solvant précipite. Amenée à sec, la solution éthylique donne une huile jaunâtre. Le spectre de la solution éthylique correspond à celui obtenu par BOWDEN et MOORE au départ de l'isolement de la vitamine E (voir BOWDEN et MOORE, 1933). La poursuite de la préparation devrait se faire par distillation moléculaire pour aboutir à la vitamine E pure.

La quantité de vitamine E dans l'extrait insaponifiable a été approximativement mesurée. On a trouvé par la méthode de MEUNIER et VINET que 50 mg d'extrait insaponifiable de plantes en fleurs contient environ 200 γ de vitamine E.

II. LA MESURE DE L'ACTIVITÉ DES FRACTIONS SÉPARÉES.

Nous avons fait quelques tests en essayant les hydrocarbures, les stérols et la vitamine E.

Les hydrocarbures totaux et les stérols totaux sont préparés par chromatographie de l'insaponifiable brut. La vitamine E est de l' α tocophérol pur du commerce.

Les quantités des produits appliqués au plant-test ont été choisies dans l'ordre de grandeur où on les trouve dans 50 mg de l'extrait insaponifiable brut; cependant, pour la vitamine E, des quantités nettement plus fortes ont aussi été employées.

Le solvant a toujours été l'éther sulfurique qui dissout assez bien les hydrocarbures, très bien la fraction stérique et l' α .tocophérol. L'éther était soigneusement désoxydé.

1. Application de la fraction hydrocarbure sur le plant-test.

La préparation du plant-test se fait en séparant 10 jours après le marquage (voir p. 178).

On fait 5 séries de 24 plants :

a. Témoin ne recevant aucun traitement.

b. Témoin recevant un traitement à l'éther sulfurique pur.

c. Traité recevant l'insaponifiable total à raison de 50 mg dans 100 cc. Ce traité doit confirmer la réactivité effective du plant isolé à un produit florigène.

d. Traités recevant les hydrocarbures : 6,5 mg dans 100 cc.

e. Traités recevant les hydrocarbures : 20 mg dans 100 cc. Dans ce derniers cas, la quantité d'hydrocarbure fournie est à peu près celle qu'on donne avec 50 mg d'insaponifiable total.

Dans tous les cas, les solutions sont administrées selon la technique décrite pour l'insaponifiable total.

Le tableau LI résume les résultats. Le traitement par l'insaponifiable total augmente nettement la floraison. Mais les hydrocarbures seuls n'ont qu'un effet si faible qu'on ne peut en aucun cas le considérer comme une activité. L'action florigène de l'insaponifiable total n'est pas dû aux hydrocarbures qu'il contient.

TABLEAU LI

Effet du traitement par la fraction « hydrocarbure a + b » de l'insaponifiable, sur l'intensité de la floraison des plants isolés 10 jours après le marquage du filet.

(Résultats relevés 45 jours après l'isolement.)

Séries de plants	Nombre de fleurs issues du bourgeon de la feuille préflorale (en % de la floraison normale des plants en contact)	Nombre de fleurs initiées par plant en 45 jours
Témoins isolés a	16,0	1,72
b	16,6	1,81
Traités par l'insaponifiable total (50 mg par 24 plants)	30,1	2,58
Traités par la fraction hydrocarbure { 6,5 mg par 24 plants	15,7	1,94
{ 20,0 mg par 24 plants	20,2	2,00

2. Application de la fraction « stérols bruts » sur le plant-test.

La technique expérimentale est la même que pour les hydrocarbures. Nous avons cependant fait deux expériences différentes, l'une à l'aide de plants isolés 7 jours après le marquage des filets par une bague, l'autre à l'aide de plants isolés 10 jours après le marquage.

Dans les deux cas, les séries sont les suivantes :

- Témoin ne recevant aucun traitement.
- Témoin recevant de l'éther sulfurique pur.
- Traités à l'insaponifiable total brut (50 mg).
- Traités par les stérols à 4 mg, 10 mg puis 60 mg dissous dans 100 cc d'éther ; 4 mg

de stérol est une quantité plus basse que celle fournie lorsqu'on administre 50 mg de l'extrait insaponifiable ; 10 mg est une quantité du même ordre ; 60 mg est une quantité plus forte.

On n'a pas obtenu d'activation de la floraison à 4 et à 10 mg. Par contre, à 60 mg, un effet assez net est observé (tableau LII). Ceci ne peut cependant expliquer l'action de l'extrait insaponifiable, puisque 50 mg de cet extrait contient seulement une dizaine de mg de stérols totaux.

3. Application de la vitamine E sur le plant-test.

Il s'agit cette fois non de l'application d'un extrait, mais de l'utilisation d'une substance

TABLEAU LII

Effet du traitement par la fraction « stérols » de l'insaponifiable, sur l'intensité de la floraison des plants isolés.

(Résultats relevés 45 jours après l'isolement.)

Séries de plants	Nombre de fleurs issues du bourgeon de la feuille préflorale (en % de la floraison normale des plants en contact)	Nombre de fleurs initiées par plant en 45 jours	Remarque
Témoins isolés { a b	13,5 15,7	1,50 1,43	L'isolement a lieu 7 jours après le marquage des plants
Traités par la fraction stérols { 4 mg par 24 pl. 10 mg par 24 pl.	13,8 11,0	1,50 1,53	
Témoins isolés { c d	18,7 17,8	1,72 1,88	L'isolement a lieu 10 jours après le marquage des plants
Traités par l'insaponifiable total (50 mg par 24 plants)	29,3	2,27	
Traités par la fraction stérols { 60 mg par 24 pl.	26,8	2,31	

pure. La substance est appliquée soit en l'ajoutant à une certaine quantité d'insaponifiable, (afin d'éviter une oxydation éventuelle, les caroténoïdes de l'insaponifiable jouant le rôle d'antioxydants), soit dissoute seule dans l'éther désoxydé.

Les expériences reprennent le schéma expérimental utilisé pour les hydrocarbures et les stérols :

a) des séries témoins avec et sans éther sulfurique;

TABLEAU LIII

Effet de l'application de Vitamine E, sur l'intensité de la floraison des plants isolés.

(Résultats relevés 45 jours après l'isolement.)

Séries de plants	Nombre de fleurs au bourgeon de la feuille préflorale (en % de la floraison normale des plants en contact)	Nombre de fleurs initiiées par plant en 45 jours													
<i>1^{re} Expérience</i> (isolement 7 jours après le mar- quage du filet)															
Témoins isolés	6,0	1,06													
Traités par l'insaponifiable total (50 mg par 24 plants)	29,3	2,19													
Traités par l'insaponifiable (50 mg) additionné de vitamine E	<table><tr><td>1 mg</td><td rowspan="4">} par 24 plants</td><td>14,9</td><td>1,82</td></tr><tr><td>2 mg</td><td>10,2</td><td>0,75</td></tr><tr><td>3 mg</td><td>0</td><td>0,33</td></tr><tr><td>4 mg</td><td>0</td><td>0</td></tr></table>	1 mg	} par 24 plants	14,9	1,82	2 mg	10,2	0,75	3 mg	0	0,33	4 mg	0	0	
1 mg	} par 24 plants	14,9		1,82											
2 mg		10,2		0,75											
3 mg		0		0,33											
4 mg		0	0												
<i>2^e Expérience</i> (isolement 10 jours après le mar- quage du filet)															
Témoins isolés	18,2	1,80													
Traités par l'insaponifiable total (50 mg par 24 plants)	27,2	2,58													
Traités par l'insaponifiable (50 mg) additionné de Vitamine E	<table><tr><td>55 γ</td><td rowspan="3">} par 24 plants</td><td>24,7</td><td>2,41</td></tr><tr><td>110 γ</td><td>22,4</td><td>2,52</td></tr><tr><td>300 γ</td><td>16,4</td><td>1,82</td></tr></table>	55 γ	} par 24 plants	24,7	2,41	110 γ	22,4	2,52	300 γ	16,4	1,82				
55 γ	} par 24 plants	24,7		2,41											
110 γ		22,4		2,52											
300 γ		16,4	1,82												
<i>3^e Expérience</i> (isolement 10 jours après le mar- quage du filet)															
Témoins isolés <i>a</i>	19,3	1,84													
<i>b</i>	16,9	1,85													
Traités par la Vitamine E seule	<table><tr><td>55 γ</td><td rowspan="2">} par 24 plants</td><td>28,1</td><td>2,47</td></tr><tr><td>110 γ</td><td>22,5</td><td>2,17</td></tr></table>	55 γ	} par 24 plants	28,1	2,47	110 γ	22,5	2,17							
55 γ	} par 24 plants	28,1		2,47											
110 γ		22,5	2,17												

b) une série traitée par 50 mg de l'extrait insaponifiable brut;

c) des séries traitées, soit par l'extrait insaponifiable additionné de vitamine E, soit par la vitamine E seule.

Une première expérience a été réalisée en isolant 7 jours après le marquage des filets par une bague. On ajoute à l'extrait insaponifiable de 1 à 4 mg de vitamine E.

L'activité de l'extrait insaponifiable seul est nette : la floraison est augmentée. L'addition de vitamine E de 1 à 4 mg inhibe cette activité en proportion de la quantité additionnée. Pour 4 mg, l'inhibition est totale (voir tableau LIII, partie supérieure).

L'activité inhibitrice obtenue avec 1 mg incite à opérer avec des quantités beaucoup plus faibles. La deuxième expérience consiste à ajouter 55, 110 et 300 γ à l'extrait insaponifiable. Cette fois, les plants sont isolés 10 jours après leur marquage.

L'addition de 55 et 110 γ ne nuit pas à l'activité de l'insaponifiable, mais à 300 γ déjà une inhibition apparaît; les chiffres rejoignent le témoin (tableau LIII).

Enfin, dans une 3^e expérience, nous donnons de la vitamine E *seule* aux doses qui ont

paru convenables dans l'expérience précédente (55 et 110 γ par 24 plants).

A la dose de 55 γ , la vitamine E seule s'est révélée aussi active que l'extrait insaponifiable total; elle est un peu moins active à la dose de 110 γ (tableau LIII). Ces doses sont de l'ordre de celles qu'on donne à 24 plants en leur appliquant 50 mg d'extrait insaponifiable total. On est dès lors amené à penser que l'activité de l'insaponifiable brut est largement imputable à la vitamine E qu'il contient.

* * *

Ainsi, il semble bien que les hydrocarbures, cependant très abondants dans l'insaponifiable, pas plus que les stérols à la concentration normale de l'insaponifiable, ne jouent un rôle essentiel dans l'activité de l'extrait total. Mais la vitamine E n'est pas dans ce cas : son action, inhibitrice à partir de la dose de 1 ou 2 mg par 24 plants, **devient favorable à la floraison en dessous de 300 γ , en particulier entre 50 et 150 γ .**

On se trouve probablement en présence d'un produit susceptible, à lui seul ou de concert avec d'autres — dans des conditions encore à préciser — de provoquer la formation de fleurs à partir de méristèmes qui fonctionneraient d'une manière végétative en son absence.

CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE

Les changements qui s'opèrent dans le contenu chlorophyllien des limbes au moment de la floraison nous ont incité à reprendre l'étude de l'activité florigène de la fraction insaponifiable extraite de fraisiers des quatre-saisons en fleurs, que des expériences anciennes (1950-1951) avaient permis de mettre en évidence.

Répondant à une objection justifiée de LANG (1954), nous avons amélioré nos techniques en instituant un matériel, *le plant-test*, qui répond exactement aux nécessités de l'expérimentation. Nous avons essayé sur le plant-test l'activité des principales fractions de l'insaponifiable total.

1. Il est d'abord apparu que diverses circonstances peuvent modifier la floraison des plants de fraisiers et la carencer de telle sorte que, dans un certain nombre de cas, la hampe florale présente à l'un de ses bourgeons — celui de la feuille préflorale — *une croissance végétative*. Ce phénomène se présente :

a) lorsque les plants, restant en jours longs, croissent en contact avec une plante-mère en jours courts;

b) lorsque les plants sont isolés très jeunes de leur plante-mère.

Dans ces deux cas, le bourgeon aissellier de la feuille préflorale peut être rendu incapable de fleurir; il pousse alors végétativement des feuilles trifoliées de forme normale.

2. Chez les plants isolés, la transformation du bourgeon aissellier de la feuille préflorale dans le sens végétatif est réalisé très facilement, bien que la culture se fasse en jours

longs. La transformation est moins fréquente avec les autres méthodes.

On doit admettre que le plant de fraisier isolé, floralement carencé, est sans doute privé de quelque chose qu'il reçoit normalement de la plante-mère en fleurs, et qui lui permet de fleurir à son contact. Il constitue un objet de choix pour la recherche de produits susceptibles de remédier à la carence observée.

3. En pratiquant une sélection soignée nous avons réussi à obtenir des séries de plants isolés qui présentent *le même degré de carence* et nous avons reproduit ce degré à volonté et avec une certaine précision en utilisant des séries suffisamment grandes (48 plants par exemple).

4. En employant de telles séries de plants isolés, l'activité florigène de la fraction insaponifiable brute est facilement démontrée et mesurée. De ce point de vue, des séries de plants de fraisier préparés selon notre technique peuvent servir de test à l'activité florigène de l'insaponifiable — et sans doute, d'une manière générale, de n'importe quel produit ou extrait (plant-test).

5. **L'activité de l'extrait insaponifiable sur les plants-tests ne consiste pas simplement à empêcher l'avortement d'un bouton floral déjà constitué** au moment de l'isolement. L'extrait agit sur un bourgeon qui, sans lui, serait végétatif et formerait une série de feuilles; il **oriente** vers la floraison les activités de ce bourgeon.

6. Enfin, il ressort d'une série d'essais préliminaires réalisés sur les plants-tests que, parmi les principaux groupes de produits contenus dans l'insaponifiable, les hydrocarbures sont inactifs sur la floraison. Les stérols paraissent actifs à certaines concentrations élevées. La vitamine E est active à des doses faibles (55 γ et 110 γ pour 24 plants), et

inhibitrice à des doses plus élevées (au delà de 300 γ pour 24 plants). Dans les meilleurs cas que nous ayons observés, l'activité de la vitamine E s'est montrée presque égale à celle de l'insaponifiable total. On peut penser **qu'elle constitue l'un des composants nécessaires à la manifestation de l'action florigène de l'insaponifiable brut.**

Discussion générale

Notre travail établit une série de faits qu'il s'agit maintenant de discuter et dont il faut dégager la signification commune dans le cadre de la réaction photopériodique des limbes et du déclenchement de la mise à fleurs. On peut les résumer comme suit :

A. Le fraisier des quatre-saisons n'est pas sensible à la durée des jours d'une manière identique aux différents stades de son développement. *Il existe au contraire une période de la vie où le fraisier est particulièrement sensible à la photopériode – la photophase – au cours de laquelle des fonctionnements spécifiques se réalisent obligatoirement en jours longs, notamment dans les feuilles.* Ces fonctionnements amènent à fleurir.

B. Le métabolisme des pigments chlorophylliens se modifie tandis que la plante se développe. En particulier, *durant la photophase, le métabolisme pigmentaire subit quelques*

transformations, toujours les mêmes, qui apparaissent étroitement liées à la sexualisation.

Ces transformations ne se produisent qu'en jours longs. Elles n'ont pas lieu en jours courts. Dans cette dernière condition, la plante présente un contenu chlorophyllien aberrant qui se retrouve sans changement de feuille à feuille. C'est que *la durée des jours – qui contrôle l'accomplissement de la photophase et par là le déclenchement de la floraison – détermine parallèlement les caractéristiques du métabolisme pigmentaire et leur évolution éventuelle.*

C. Enfin, *certaines éléments de la fraction insaponifiable brute extraite des feuilles adultes de fraisiers en fleurs sont susceptibles d'orienter le fonctionnement des méristèmes vers la différenciation d'organes floraux.*

A côté de ces données principales, nous en apportons plusieurs autres de moindre importance qui s'y rattachent et qu'il convient d'examiner également.

I. LES PHASES PHYSIOLOGIQUES DU DÉVELOPPEMENT ET LA FLORAISON DU FRAISIER DES QUATRE-SAISONS

1. Les principales phases du développement du fraisier.

Nous avons déterminé que le fraisier des quatre-saisons passe, au cours de sa vie, par trois grandes phases physiologiques. Ces phases sont caractérisables par leurs propriétés écologiques et par certains aspects morphologiques.

1. Au cours de la « Phase végétative », depuis la germination jusqu'aux environs de la

14^e-16^e feuille, le fraisier présente une tige unique, et ses feuilles successives sont de plus en plus dentées jusqu'au niveau de 40-45 dents. L'application d'une durée de jour courte ralentit l'avancement de son développement, mais ne l'arrête pas. Une température anormale, maintenue constante à 20 °C, est à peine ressentie.

2. Au cours de la « Photophase », entre la 14^e-16^e feuille et la 23^e-26^e feuille, des chan-

gements morphologiques importants, ceux de la préfloraison, s'amorcent puis se déroulent (poussée de tiges secondaires, rougissement des dents, évolution provisoirement régressive de la forme des feuilles, etc.). Le fraisier devient très sensible à la durée des jours : les jours courts arrêtent immédiatement son développement et empêchent le passage à l'état sexué, quel que soit le moment où on les applique. En même temps, une certaine sensibilité à la présence d'une température anormale, par exemple de 20 °C constants, se manifeste.

3. Enfin, au cours de la « Phase de vie sexuée », au-delà de la 23^e-26^e feuille, le fraisier acquiert un aspect morphologique nouveau, celui de la plante en fleurs, qu'il va conserver constamment durant plusieurs années. Il est alors encore sensible à la durée des jours, et ses réactions concernent surtout la forme des hampes florales. La température l'affecte aussi, mais ni la température, ni la durée des jours ne peuvent empêcher l'expression même de l'état sexué : la floraison.

L'existence de phases distinctes au cours du développement des plantes, exigeant chacune des conditions de milieu précises pour se réaliser, ressort des résultats déjà anciens de LYSENKO dans ses études sur la vernalisation des blés, et nous avons signalé dans la littérature de multiples données qui la confirment (MELNIK, 1932; HARDER et BODE, 1943; MELCHERS, 1950; WELLENSIEK, 1953; etc.). Elle est presque unanimement admise actuellement.

En ce qui concerne le fraisier, nos résultats montrent qu'au début du développement, dès la germination et durant la phase végétative jusqu'à la 14^e-16^e feuille, la plante est caractérisée par un fonctionnement en quelque sorte polyvalent, relativement plastique, qui peut se réaliser même dans un milieu non exactement convenable; tandis qu'ensuite, au cours de la photophase, un autre fonctionnement, mieux défini, s'organise et s'affirme de plus en plus, pour aboutir sans doute à des échanges de substances nécessaires à la mise à fleurs, et demandant en tout cas des condi-

tions écologiques en tout point favorables. Il y aurait là une sorte de *nœud physiologique* que le fraisier doit absolument franchir pour parvenir à fleurir.

2. La question de l'irréversibilité des phases.

Cependant, malgré les différences qui les séparent, les trois grandes phases que nous avons reconnues ont au moins une propriété commune : les conditions de milieu les plus inadéquates peuvent ralentir leur déroulement, voire le stopper complètement (par exemple au seuil de la photophase), mais elles ne parviennent jamais à le faire régresser d'une manière notable.

Ainsi, les jours courts de 8 h, qui maintiennent les plantes de semis indéfiniment végétatives, n'arrivent pas à empêcher la poursuite de la floraison de plantes déjà en fleurs, même lorsqu'on les applique pendant un temps très long. Les plantes en fleurs ne cessent jamais de fleurir en jours courts; elles font moins de fleurs qu'en jours longs, certes, mais elles fleurissent. *Le développement ne retourne pas en arrière vers la phase végétative. Il est irréversible.*

On a l'impression qu'ayant entièrement parcouru la suite des phases physiologiques de son développement, le fraisier se trouve doté de propriétés nouvelles (celles de la plante sexuée) qu'on peut influencer, et sans doute modifier dans une certaine mesure, mais dont on ne peut pas détruire certains éléments fondamentaux.

La littérature fournit toute une série de données contradictoires qui se rattachent à ces observations. CHOUARD (1949) signale que certains *Xanthium* fleurissent indéfiniment, une fois sexués, et qu'ils peuvent transmettre par greffage cette « aptitude à fleurir ». Il cite une suggestion de BONNER selon laquelle, une fois en fleurs, les *Xanthium* contiendraient une sorte de virus, le « virus de floraison », se transmettant et se reproduisant autocatalytiquement.

CHOUARD énumère quelques exemples analogues chez diverses espèces (*Soja biloxi*,

Helianthus guttatus). Mais il montre qu'à côté de ces cas, il en existe d'autres tout à fait opposés, où la floraison peut être arrêtée, et où la plante en fleurs peut revenir à un état végétatif (*Perilla nankinensis*; *Calluna vulgaris*; etc.).

La remarque de CHOUARD est pertinente.

Dès 1913, les travaux de TOURNOIS ont prouvé qu'un retour à la croissance végétative se produit chez le houblon ou chez le chanvre, lorsqu'après avoir provoqué la floraison en jours courts, on transporte les plantes en jours longs. Récemment, PETIT (1952), puis CHEUVART (1954) ont étudié le phénomène. Ils ont montré que les chanvres qui viennent de fleurir en jours courts réagissent très violemment au retour en jours longs. Ils cessent de fleurir et forment des feuilles anormalement grandes (quoique morphologiquement fort simples), d'aspect gaufré, souvent déformées et d'une couleur verte très sombre.

Par ailleurs, il est bien connu qu'en dehors des cas où l'expérimentateur utilise la durée des jours, on peut faire pousser sur plantes en fleurs des bourgeons végétatifs. Nous avons par exemple constaté (SIRONVAL, 1951) que l'isolement et le bouturage de hampes florales de fraisier provoquent la croissance végétative du bourgeon de la feuille préflorale pendant un certain temps.

WELLENSIEK (1952), pour sa part, « rajeunit » des souches d'arbres fruitiers en fleurs en prélevant certaines néoformations, et il obtient ainsi, à partir d'arbres adultes, des plantes portant des feuilles d'aspect juvénile.

De même, DOORENBOS (1954), travaillant sur le lierre – qui présente, comme on le sait, des branches florifères munies de feuilles cordées – provoque, par greffe de ces branches sur porte-greffe végétatif, la réapparition de feuilles dont la forme pentagonale indique un « rajeunissement » (rejuvenation).

On est donc obligé de constater que si, dans certaines expériences, la progression du développement et le maintien à l'état sexué paraissent irréversibles (fraisiers et *Xanthium* en fleurs), dans d'autres, par contre, des reprises de croissance végétative se produisent, qui peuvent évi-

demment s'interpréter comme des retours en arrière.

Il convient cependant d'être prudent dans cette dernière interprétation.

Il est par exemple bien connu que le lierre en fleurs, expérimenté par DOORENBOS, peut porter côte à côte sur le même individu, d'une part des feuilles spéciales sur les branches florifères, et d'autre part des feuilles normales, pentagonales, sur les rameaux non florifères. Doit-on considérer que les branches florifères sont seules sexuées? Pour notre part, nous ne le pensons pas : *l'ensemble du végétal est sexué et non une de ses parties prise seule.*

Un raisonnement de ce genre nous paraît s'imposer chez un grand nombre d'espèces perennantes qui, à la reprise de la végétation au printemps, présentent d'abord des feuilles d'aspect juvénile. Chez le fraisier des quatre-saisons, les premières feuilles des tiges dressées secondaires, même durant la pleine floraison, ont toujours une formule dentaire qui s'éloigne des 50-60 dents caractéristiques de l'état sexué. Chaque tige dressée de la plante en fleurs, refait, dans sa morphologie, une partie du chemin qui, chez la plante de semis, correspond normalement à la vie végétative (voir SIRONVAL, 1952). Et pourtant, elles appartiennent à un organisme sexué, fleurissant constamment.

C'est à notre avis un phénomène tout à fait normal et universellement répandu qu'un méristème donné d'une plante sexué, qui fleurit depuis longtemps d'année en année, puisse fonctionner un certain temps végétativement et fasse même des limbes d'aspect juvénile. Dès lors, l'état de développement ne peut pas être déterminé d'une manière sûre par la simple considération d'une seule feuille ou d'un seul groupe de feuilles.

Il convient, selon nous, d'insister sur le fait que, chez le fraisier des quatre-saisons, lorsque des feuilles « juvéniles » poussent sur des boutures de hampes florales, la formule dentaire évolue très vite et une nouvelle floraison s'installe après un temps relativement court. WELLENSIEK (1952) note le même phénomène chez les plantes végétatives qu'il

obtient à partir des sphéroblastes : ces plantes acquièrent à nouveau très tôt les limbes de la forme adulte. Dans ces cas, le rajeunissement apparent est loin d'être total : la bouture à feuilles juvéniles dispose de quelque chose qui pousse ses méristèmes à évoluer et à fleurir rapidement.

C'est aussi ce qu'on observe dans les expériences sur le chanvre où les plantes en fleurs en jours courts font ensuite de nouvelles feuilles lorsqu'on les transfère en jours longs. PETIT (1952) constate, comme CHEUVART (1954), que ces feuilles, bien que simples, ont des particularités qui les distinguent de toutes les autres feuilles végétatives de la plante; ils observent que les chanvres, redevenus végétatifs, à feuilles apparemment « juvéniles », sont mis à fleurs aussitôt et avec une grande facilité par une nouvelle application de jours courts.

Incontestablement, des qualités spéciales persistent qu'il n'est pas possible d'effacer. Ces qualités représentent en quelque sorte une empreinte qui s'est inscrite au cours du développement de phase en phase, non seulement dans les méristèmes, mais encore dans la plante toute entière.

3. Le méristème, la floraison et nos observations sur certaines formations anormales.

Beaucoup d'auteurs ont étudié les transformations des structures anatomiques se produisant dans un méristème au moment où, après avoir fait une série de feuilles successives, il passe à la construction d'une fleur.

GRÉGOIRE (1938) a bien montré que le méristème végétatif est un dôme constitué d'une tunique où les divisions se disposent d'une manière anticline, recouvrant un corps sous-jacent anatomiquement distinct, tandis que le méristème floral s'organise en un manchon méristématique continu qui recouvre un tissu parenchymateux central. Le manchon donne naissance de toute part à des excroissances formant les divers organes floraux.

La question du passage de la première structure, à activité foliaire, à la seconde, à activité florale, a été fort discutée.

GRÉGOIRE (1938) voit un fossé infranchissable entre les deux fonctionnements; pour lui, le méristème floral est une formation entièrement originale, particulière, une sorte de « néoformation ».

Cependant, d'autres auteurs, comme PHILIPSON (1946-1947), repoussant cette conception, font dériver le manchon préfloral d'assises précises du méristème végétatif¹. Chez le fraisier, ainsi que nous l'avons montré (SIRONVAL, 1949), on constate que, quand le méristème fait des feuilles, les cellules de la zone axiale, tant dans la tunique que dans la partie supérieure du corps, se divisent peu². Les choses changent dès que le méristème se prépare à former une fleur : les divisions s'activent dans les zones axiales, et il semble que cette activation soit à l'origine du manchon de GRÉGOIRE.

Cette description peut aider à comprendre les observations que nous avons pu faire sur les formations anormales, tant foliaires que florales, qu'on obtient dans diverses circonstances expérimentales. Nous n'avons pas étudié anatomiquement ces formations, mais il est possible de les discuter en partant des idées que l'anatomie du méristème suggère.

Ainsi, lorsqu'on applique des jours courts au fraisier au moment même de la préfloraison (voir 1^e partie, chap. I) on obtient toujours aussitôt une série de limbes à formule dentaire élevée, parfois même quadrifoliés. On peut penser que l'activation des zones axiales qui se préparait à l'approche de la floraison, n'a pas lieu, et que les éléments de cette activation sont reportés sur les zones latérales. Il en résulte un agrandissement des soubassements foliaires et la production de limbes anormalement compliqués.

1. Voir aussi ARNAL (1945) et LAWALRÉE (1948).

2. Une confirmation de ce fait a été donnée récemment par LANCE (1952) qui a compté sur coupe la fréquence des divisions cellulaires dans différentes zones méristématiques. Dans le méristème végétatif, les mitoses sont localisées dans les zones latérales; ces dernières forment une sorte d'anneau qui donne naissance aux soubassements foliaires successifs, dans le sens donné par LOUIS (1935) à ce terme.

La présence d'appendices foliaires et la formation de « cornets » insérés le long du pétiole des feuilles, lorsque la plante, cultivée dans le phytotron à 20 °C, hésite longtemps à fleurir (1^e partie, chap. III), peut s'expliquer d'une manière analogue.

Enfin, la même interprétation s'applique à l'effet des jours courts de 8 h ou encore de la température maintenue constante à 20 °C, sur la forme des sépales des fleurs. Dans ces conditions, les sépales peuvent porter des languettes plus ou moins grandes, ou se présenter comme de véritables feuilles trifoliées. L'existence de ces sépales foliacés reflète évidemment la possibilité d'activités méristématiques intermédiaires entre l'état floral parfait et l'état végétatif. Selon nous, il s'agirait de cas où, dans les conditions expérimentales instituées, l'activation insuffisante des zones centrales n'empêche pas totalement l'activité foliaire latérale. Il est évidemment difficile de comprendre de tels états intermédiaires si on accepte la théorie de GRÉGOIRE sur l'origine des structures florales.

Ainsi, le comportement du fraisier lors du passage à l'état sexué, puis après la sexualisa-

tion, tel qu'il ressort de nos expériences, oblige à admettre que :

1^o Chez le fraisier des quatre-saisons, la sexualisation a lieu au terme d'une phase du développement très sensible à la durée des jours, la **photophase**. Cette phase est le siège de fonctionnements particuliers nécessaires à la sexualisation et exigeant pour se réaliser un milieu tout à fait adéquat, notamment des jours longs.

2^o Une fois sexué, le fraisier recèle des propriétés nouvelles qui se sont élaborées pendant la photophase — propriétés qu'il est très difficile, voire impossible, d'effacer et qui concernent l'ensemble du végétal.

3^o La formation de chaque fleur résulte dans les méristèmes de l'activation des mitoses dans les régions axiales de la tunique et de la partie supérieure du corps, aboutissant à la constitution du manchon méristématique pré-floral. Les fonctionnements de la photophase en jours longs dans les feuilles, puis les propriétés de la plante sexuée, semblent permettre la floraison parce qu'ils sont favorables à cette excitation.

II. LE MÉTABOLISME DES PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS

Que se passe-t-il pendant la photophase?

En quoi les jours longs sont-ils indispensables aux processus qui, à ce moment, amènent la plante à fleurir?

L'examen du contenu pigmentaire des feuilles du fraisier des quatre-saisons, que les résultats de BORTHWICK et collaborateurs nous avaient suggéré, permet de proposer une réponse à cette question. Il apporte en même temps la démonstration que la teneur en chlorophylles *a* et *b* des limbes est sujette à des variations, non pas quelconques, mais se produisant au contraire selon certaines règles, en rapport avec les conditions du milieu, le développement et la floraison.

1. Les variations de la teneur en chlorophylle.

Nous constatons que la teneur en chlorophylle varie constamment. Non seulement le pigment s'accumule — ou au contraire tend à disparaître dans un limbe donné — mais les teneurs varient d'un limbe à l'autre, voire même d'une heure à l'autre au cours d'une même journée.

Ce résultat s'oppose de manière directe à l'opinion couramment répandue, surtout depuis le mémoire de WILLSTÄTTER et STOLL (1918), sur la constance de la teneur en pig-

ments chez telle ou telle variété ou espèce¹. Par contre, ils sont appuyés par une série de faits ressortant de la littérature.

L'existence de changements dans la couleur des plantes a attiré l'attention des naturalistes depuis de longues années. Elle a par exemple intéressé NEWTON et BIOT qui ont voulu, comme l'écrit MORREN (1858), « étudier ces faits par les lois de la physique ». MORREN lui-même a consacré en 1858, un mémoire « sur les feuilles vertes et colorées » dans lequel il fait allusion à plusieurs reprises au fait que « la coloration change pendant les périodes successives de la végétation des feuilles et des fleurs »².

BONNIER (1895) étudiant l'adaptation des plantes au climat alpin trouve que l'abondance de la chlorophylle est modifiée et devient plus considérable lorsqu'on transfère en montagne diverses espèces habitant normalement la plaine. BONNIER affirme que « chaque chloroplaste a une teinte plus intense; selon lui, les différences observées proviennent de l'augmentation de l'intensité de l'éclairement avec l'altitude.

A la même époque, l'action de l'éclairement sur le contenu en chlorophylle est attentivement étudiée. En 1894, MONTEVERDE suit le verdissement à la lumière d'un matériel préalablement étioilé et ses travaux l'amènent à accepter l'existence d'un pigment précurseur

1. ZELLER par exemple écrit en 1935 que « WILL-STÄTTER a montré qu'aussi étonnant que cela soit, le contenu en chlorophylle des plantes varie seulement dans des limites très étroites et que le rapport des deux composants *a* et *b* est toujours à peu près le même, environ de 3 à 1 ».

2. MORREN note par exemple : « De même que toutes les feuilles d'une même plante peuvent varier par leur forme, elles peuvent aussi ne pas présenter la même coloration. Souvent les feuilles radicales, les caulinaires et celles qui sont les plus proches des fleurs ou les bractées sont diversement colorées entre elles. » Parlant dans un autre passage de la couleur bleue de certaines feuilles, et citant des ombellifères du genre *Eryngium*, il écrit : « leur coloration est particulièrement remarquable au moment de la floraison; à ce moment, les tiges, les feuilles et les bractées sont bleues comme les fleurs, surtout celles qui sont les plus proches des capitules ».

de la chlorophylle : la protochlorophylle, isolée depuis, et qui fait actuellement l'objet de multiples travaux. D'autres auteurs s'occupent de l'action des sels de fer ou de magnésium sur le verdissement.

Mais il y a, dans les constatations de BONNIER – quelle que soit l'interprétation donnée par l'auteur – quelque chose de tout à fait particulier. Elles indiquent qu'il peut y avoir des variations dans la quantité des pigments, en dehors d'actions aussi draconiennes que l'étiollement par l'obscurité totale – par exemple, en modifiant simplement les conditions écologiques par le transfert d'une altitude à l'autre.

Après BONNIER, plusieurs recherches sont consacrées à cette question. Elles sont surtout dues à des naturalistes travaillant en montagne qui ont été frappés par la multitude des couleurs que présentent les plantes.

C'est le cas de HENRICI (1919), de STÅFELT (1927), de ZACCHAROWA (1929), de ZELLER (1935). Petit à petit, il apparaît que la teneur en pigments chlorophylliens varie non seulement avec l'altitude, mais aussi, à une même altitude, au cours des saisons.

STÅFELT d'une part et ZACCHAROWA de l'autre, trouvent, par exemple, qu'il y a chaque année chez *Picea excelsa* et *Pinus silvestris* deux minima de contenu chlorophyllien, en automne et au printemps, et deux maxima, en hiver et en été.

Travaillant sur *Buxus sempervirens*, SCHERTZ (1929) montre que cette plante présente une forte fluctuation des pigments des chloroplastes durant la saison normale de croissance.

Des constatations analogues sont décrites par ZELLER (1935). Cet auteur entreprend de nombreuses mesures à la station biologique de Lunz en Autriche. Il confirme que la teneur en chlorophylle varie avec l'altitude d'une manière différente d'une espèce à l'autre (elle augmente chez *Picea excelsa*, mais diminue chez *Gentiana rustica*), et qu'elle change au cours de l'année (chez *Picea excelsa* il y a, par exemple, un maximum en plein hiver).

On voit ainsi des facteurs normaux du climat (la température de l'air, l'humidité du

sol, la quantité de lumière, etc.) agir sur l'accumulation des pigments dans les limbes, en l'accentuant ou au contraire, en la freinant. Une expérience de STROTT (1938) est particulièrement instructive : des feuilles adultes, étalées, sont transférées de la lumière à l'ombre, puis de l'ombre à la lumière : à chaque transfert, la teneur en pigments change en quelques jours (3 à 8 jours)¹.

La variabilité du contenu pigmentaire selon les conditions de milieu et au cours des saisons, conduisent BUKATSCH (1939, 1940) à rechercher si on ne peut pas mesurer des changements de teneur, non plus de mois en mois, mais d'heure en heure au cours d'une même journée. Il publie deux notes successives rapportant des mesures faites en montagne et des mesures faites en plaine dans les feuilles d'*Adenostyles albifrons* et de *Rumex alpinus*. Dans l'un et l'autre cas, la quantité de pigments se modifie d'une heure à l'autre — la courbe des variations de teneur n'étant d'ailleurs pas la même en montagne que dans la plaine. En 1940, WENDEL retrouve pour l'essentiel les résultats de BUKATSCH².

Peu après cependant, dans un article court mais catégorique, SEYBOLD (1941) conteste tous ces résultats. Il prétend que BUKATSCH et WENDEL utilisent des méthodes de dosage peu sûres, qui peuvent entraîner des erreurs. Il affirme, sur la base de ses propres mesures, que les fluctuations de teneur observées par BUKATSCH et WENDEL sont impossibles (leur ampleur est jugée trop grande!); qu'elles ne peuvent pas correspondre à la réalité et qu'il conviendrait de reprendre les mesures par de meilleures méthodes nécessitant un minimum de manipulations. Selon SEYBOLD, les recherches classiques de WILLSTÄTTER et STOLL (1918) démontrent d'une manière

indiscutable et définitive que la quantité de pigments totaux, comme les quantités relatives de chlorophylles *a* et *b*, varient à peine au sein d'une même espèce.

Nos résultats s'insèrent dans cette controverse.

Lorsque nous avons commencé nos mesures de 2 en 2 heures au cours d'une même journée, nous ignorions les notes de BUKATSCH et de WENDEL, et l'article de SEYBOLD qui y répond. Dès l'abord, nous avons utilisé la méthode de mesure préconisée par ce dernier, parce qu'elle est simple et exacte, et nous avons pris soin d'organiser les prélèvements selon la technique décrite en tête de la 2^e partie, de telle sorte qu'ils donnent des chiffres reproductibles à 1 ou 2 % près. Pourtant, dans ces conditions, il faut bien se rendre à l'évidence que d'heure en heure, on trouve rarement deux fois la même teneur, et que les fluctuations sont réelles. Chaque jour, nous constatons que de la chlorophylle est accumulée puis éliminée par la feuille; le pigment est constamment métabolisé.¹

Récemment d'ailleurs, l'utilisation de traceurs radioactifs ne laisse guère de doutes sur l'exactitude de cette conclusion.

ROUX et HUSSON (1952) donnent à de jeunes plants de maïs de l'acide glutamique marqué sur le carbone; 48 heures plus tard, on retrouve 11 % de l'activité totale dans la chlorophylle lorsque les maïs sont cultivés à la lumière.

De même, en se servant d'azote marqué, TOURCHINE, GOUUMINSKAIA et PLICHEVSKAIA (1953) trouvent que 95,8 % de l'azote de la chlorophylle est entièrement renouvelé en 72 heures.

Les faits sont donc clairs : on peut et on doit parler du métabolisme des chlorophylles comme d'un processus incessant englobant sans doute

1. Voir aussi sur le même sujet : WILLSTÄTTER et STOLL (1913); SHIRLEY (1929); HAGEM (1947); BERNER (1949) et GODNIEV et TIRENTJEVA (1952).

2. Notons qu'un travail de ROBERTS (1948) fait également état de variations journalières dans la teneur en pigments des feuilles. L'auteur insiste surtout sur les variations relatives aux caroténoïdes; il trouve cependant aussi, dans certains cas, des changements de teneur peu marqués en chlorophylles.

1. Les variations journalières de teneur en pigments sont analogues aux variations qu'on trouve quotidiennement dans le contenu des feuilles en de multiples autres produits, variations qui, d'une manière générale, sont en rapport avec des changements dans l'activité des enzymes (voir par exemple à ce sujet EHRENBERG, 1950; ROUBINE, 1941; etc.).

deux mouvements continuels et contradictoires de construction et de destruction de la molécule.

2. La durée des jours, facteur écologique déterminant le type du métabolisme des pigments.

Au-delà de la constatation qui précède, nous apportons deux faits qui ont échappé à nos devanciers :

1. D'abord, nous démontrons que l'amplitude des fluctuations journalières diminue dans chaque feuille à mesure qu'elle grandit et s'étale.

La diminution est probablement liée à d'autres transformations. Nous avons par exemple décrit des modifications de l'état de liaison des pigments avec les protéines des chloroplastes, l'abaissement régulier du rapport $\frac{a}{b}$, etc. Il est certain qu'en vieillissant, la feuille change à un grand nombre de points de vue.

2. Ensuite, nous prouvons que l'allure générale du rythme journalier se modifie, chez le fraisier des quatre-saisons, avec la durée plus ou moins longue du jour – comme d'ailleurs le contenu en chlorophylle totale et les quantités de chlorophylles *a* et *b*.

Nous trouvons que, lorsque la nuit est longue, en jours courts, la teneur augmente chaque jour dès le lever; tandis que lorsque la nuit est courte, en jours longs, l'augmentation a lieu plus tard, 4 à 5 heures après le lever. On doit admettre que la durée relative des jours et des nuits détermine l'allure du rythme journalier des teneurs.

Remarquons que, par certains aspects, notre description des fluctuations journalières, en jours longs, s'accorde avec les vues théoriques de BÜNNING établies à partir du mouvement nyctagénique des feuilles. Le fraisier est une plante de jours longs, et la théorie prévoit, dans ce cas, une période de synthèse dans la journée plusieurs heures après le lever.

Cependant, le passage en jours courts transforme aussitôt le rythme : le début de la synthèse des pigments se déplace vers le lever du jour, ce qui n'est pas prévu par la théorie.

Le déplacement constitue une réaction immédiate à l'allongement de la durée de la nuit.

Durant les longues nuits, en jours courts, quelque chose semble s'accumuler qui excite la synthèse pigmentaire dès que la lumière est donnée. Il n'en va pas de même en jours longs, lorsque la nuit est courte.

L'installation de la synthèse pigmentaire au lever en jours courts s'accompagne d'autres changements.

Toutes nos mesures montrent que, dès que les jours courts de 8 h sont donnés, on voit toujours simultanément se déplacer la période de synthèse pigmentaire journalière, s'abaisser la quantité de chlorophylle totale et s'élever le rapport $\frac{a}{b}$.

On peut penser que l'augmentation du rapport $\frac{a}{b}$ provient d'une synthèse relativement accrue de chlorophylle *a*. A cet égard, il convient d'examiner quelques faits intéressants de la littérature.

Partant des données bien connues de MONTEVERDE et de LUBIMENKO sur la formation de la protochlorophylle par les feuilles à l'obscurité, les recherches de KOSKI, SMITH et collaborateurs (1947-1951) démontrent que, lorsqu'on transfère des feuilles étiolées à la lumière, c'est d'abord uniquement de la chlorophylle *a* qui se forme; la chlorophylle *b* n'apparaît que plus tard, à la suite d'autres réactions encore inconnues.¹

Précédemment, LUBIMENKO et HUBBENET (1932) avaient signalé que, lorsqu'on les expose à la lumière pendant une courte période, les plantules étiolées transforment rapidement presque toute leur protochlorophylle en chlorophylle (plus exactement en chlorophylle *a*!); et que remises à l'obscurité,

1. Notons qu'en 1938 déjà, SEYBOLD et EGLE observaient qu'au début de l'éclairement, les plantes étiolées montrent des rapports $\frac{a}{b}$ très élevés, qui s'abaissent ensuite progressivement. On trouvera par ailleurs dans EGLE (1953) une bonne revue sur les voies probables de la biosynthèse de la chlorophylle.

elles peuvent ensuite reprendre la synthèse de protochlorophylle, à nouveau convertible en chlorophylle à la lumière.

Des mesures de VIRGIN (1955) confirment ces observations. Il ne fait pas de doute actuellement que, dans un tissu étioilé, exposé à la lumière, la majeure partie de la protochlorophylle se transforme aussitôt en chlorophylle *a*, tandis qu'un séjour ultérieur à l'obscurité permet l'accumulation lente, en quelques heures, d'une nouvelle quantité de protochlorophylle, elle-même rapidement transformable en chlorophylle *a* dès le retour de la lumière.

Il est donc parfaitement vraisemblable, d'après les données de la littérature, que les voies normales de la synthèse du pigment vert comportent une première chaîne de réactions obscures permettant l'accumulation de précurseurs (une certaine quantité de protochlorophylle notamment), et ensuite une réaction photochimique rapide : protochlorophylle → chlorophylle *a*.

Dans ces conditions, *on pourrait supposer, chez le fraisier, qu'une masse considérable de précurseurs s'accumule durant les longues nuits – en jours courts – imposant à la fois une synthèse rapide de chlorophylle dès le lever du jour, et une prépondérance relative de la forme a sur la forme b.*

Cette interprétation de l'action des jours courts sur le contenu pigmentaire est séduisante. Cependant, elle est à première vue en contradiction avec l'existence, en jours courts, de teneurs en pigments très basses.

Une large accumulation nocturne de précurseurs ne devrait-elle pas favoriser fortement, en 8 h de jour, la synthèse diurne, et, d'une manière générale, l'accumulation – puisqu'aussi bien, à la reprise de l'éclairement, l'intensité lumineuse est convenable ?

En réalité, les choses sont sans doute plus complexes. Par exemple, il n'est pas certain que toutes les étapes de la synthèse biochimique des précurseurs soient également favorisées par la durée de la longue nuit. Il est possible que cette durée permette l'accumulation de la protochlorophylle à son niveau maximum (d'ailleurs relativement bas), et peut-être l'accumulation de quelques pré-

curseurs antérieurs, mais que d'autres ne puissent se former en quantité suffisante.

La brièveté du jour est en effet susceptible de retentir d'une manière nuisible sur certains processus de la nuit. HUBBENET (1938) par exemple, qui a expérimenté la synthèse des pigments chlorophylliens dans des alternances de lumière et d'obscurité diverses, indique que des éclairs isolés accélèrent la marche des réactions enzymatiques se produisant dans le noir. Pour l'auteur, il y a constamment des interactions entre ce qui se passe de jour et de nuit à l'égard de la synthèse des pigments.

Évidemment, d'autres hypothèses sont possibles. L'une d'entre elles consisterait à penser que, chez le fraisier des quatre-saisons, le déplacement des périodes de synthèse pigmentaire dès le lever du jour en photopériode courte – en nuit longue – entre en contradiction avec le maintien d'autres processus biochimiques, et qu'il en résulte, dans l'ensemble, une situation néfaste à l'accumulation pigmentaire.

Mais quoi qu'il en soit, nous démontrons, par plusieurs expériences successives, *qu'en ce qui concerne le contenu en chlorophylles, la durée relative des jours et des nuits est un facteur écologique déterminant qui avait échappé jusqu'ici.* Il ne fait pas de doute qu'on doive absolument en tenir compte dans la description des processus qui règlent le métabolisme des pigments chlorophylliens dans la feuille verte.

3. L'action de la température sur le métabolisme des pigments chlorophylliens.

Nos résultats relatifs à l'effet de la température sur le contenu chlorophyllien sont à rapprocher de quelques faits bien connus. On sait en effet depuis longtemps que la température ambiante affecte le verdissement des végétaux étioilés. D'après les données de VIRGIN (1955), la formation de la protochlorophylle est, elle aussi, affectée par la température. A 30 °C, la protochlorophylle se forme plus vite et en quantité plus grande dans le noir qu'à 8 ou 15°; à 0 °C, elle ne se forme pratiquement pas.

Dans nos expériences, nous trouvons que l'élévation de la température dans la journée est très favorable à l'accumulation des chlorophylles. Il apparaît qu'en jours longs, la plante a besoin d'une élévation de la température surtout à certains moments, par exemple entre 10 et 14 h, c'est-à-dire à peu près durant la période journalière de synthèse. Mais il est extraordinaire qu'en abaissant la température diurne à 20 °C, nous obtenons des teneurs extrêmement faibles, alors que pourtant, à 20°, le verdissement d'un matériel étioilé est tout à fait normal (voir VIRGIN, 1955).

En réalité, dans toutes les expériences où les auteurs partent d'un tel matériel étioilé, ils utilisent des lumières relativement peu intenses, tandis que, pour notre part, nous soumettons nos fraisiers au plein soleil de juin-juillet-août, tout en les maintenant artificiellement à 20 °C dans la serre du phytotron de Liège. La présence du plein soleil est décisive à 20 °C constants : chaque fois que nous ombrageons les feuilles, même localement, la teneur tend à augmenter; tandis qu'au contraire, chaque fois que la lumière est plus intense (par exemple de mai à juin, puis de juin à juillet, etc.), la teneur tend à s'abaisser.

On se trouve dans la situation suivante : si la luminosité augmente en même temps que la température (comme en plein air), l'effet n'est pas néfaste; mais il est néfaste si la luminosité augmente fortement quand la température reste stationnaire à 20 °C (comme dans le phytotron). Les deux facteurs agissent en relation l'un avec l'autre : l'effet de la température doit être considéré en tenant compte de l'intensité de l'éclairement.

Il nous paraît vraisemblable qu'à 20 °C la lumière du soleil provoque une photodestruction du pigment qui n'a pas lieu à des températures plus élevées. A cet égard, le rôle de la température est peut-être lié à sa répercussion sur une série de processus physiologiques (respiration notamment).

D'après nos données, la « photodestruction » ne semble pas susceptible de modifier le rapport entre les quantités des chlorophylles *a* et *b* ou certains aspects des fluctuations journa-

lières (comme la position dans la journée de la période de synthèse), essentiellement déterminés par la durée relative des jours et des nuits.

4. Les caractères du métabolisme pigmentaire, la photopériode et le déroulement du développement.

Nous établissons par toute une série de mesures que, d'une part, la chlorophylle est constamment métabolisée dans la feuille, et que, d'autre part, la durée des jours, et accessoirement la température, agissent sur ce métabolisme, déterminant son caractère.

Mais nos observations mettent un autre point en relief : *elles montrent que, d'une manière générale, l'action de la photopériode ou de la température s'exerce à la fois sur le contenu pigmentaire et sur le déroulement du développement, y compris le déclenchement de la floraison des fraisiers.*

Nos résultats sont formels : en plein air, par exemple, il y a, en deça de 11 h, une série de durées de jours dans lesquelles les fraisiers de semis ne fleurissent jamais et qui induisent un certain type de métabolisme pigmentaire; et au-delà de 12 h de jour, un autre type de métabolisme correspondant à la mise à fleurs possible.

L'étude comparative de ce qui se passe dans les deux durées de jours extrêmes, en 16 h de jour et en 8 h de jour, est particulièrement instructive.

En jours longs, de 16 h – la nuit étant courte, de 8 h. – le métabolisme pigmentaire est caractérisé par une fluctuation journalière dont la période de synthèse se dispose plusieurs heures après le lever du jour; les teneurs en pigments sont élevées et les rapports entre les quantités de chlorophylles *a* et *b* sont bas. Dans ce cadre, les feuilles successives ne sont pas identiques. Au contraire, il y a des changements de feuille à feuille. Au début du développement, à partir de la 5^e feuille et durant toute la phase végétative de vie, la quantité de pigments augmente rapidement jusqu'à l'âge adulte de chaque limbe (dans la feuille largement étalée), puis diminue dans la vieillesse. La teneur de l'âge adulte tend à

croître d'un limbe au suivant; progressivement, des maxima s'observent aux environs de la 14^e feuille, juste au seuil de la photophase physiologique. A ce moment, on voit s'élaborer petit à petit, sur la base des teneurs élevées, un contenu chlorophyllien nouveau par deux aspects : d'une part, l'accumulation pigmentaire devient plus lente dans la jeunesse foliaire et commence à persister ensuite dans la vieillesse; d'autre part, les rapports entre les quantités de chlorophylles *a* et *b* s'abaissent, surtout dans les vieilles feuilles. Ces traits s'affermissent au moment du déclenchement de la floraison : un nouveau fonctionnement, « sexué », différent de l'ancien, « végétatif », s'installe.

Il est extrêmement net que l'évolution pigmentaire que nous venons de décrire ne se produit jamais en jours courts de 8 h et ne s'amorce même pas. En 8 h, le métabolisme chlorophyllien — avec sa période de synthèse dès le lever, sa faible teneur en pigments, ses rapports $\frac{a}{b}$ élevés — se répète inchangé de feuille à feuille, même au-delà de la 40^e ou de la 80^e ! En même temps, les fraisiers ne fleurissent pas.

Ils fleurissent seulement si on leur rend des jours de 16 h, après que s'est rétabli l'équilibre métabolique des jours longs permettant l'évolution de la teneur en pigments à la photophase et les transformations de contenu caractéristiques de la sexualisation.

Il n'y a donc pas de doute que d'une part, la floraison en jours longs correspond à un métabolisme qui peut se transformer et acquérir des caractères « sexués »; et que d'autre part, le maintien à l'état végétatif en jours courts fait écho à l'installation d'un autre métabolisme, tout à fait différent du premier *dès le départ* et qui, de plus, ne peut évoluer et se modifier d'une manière adéquate.

D'ailleurs, l'existence d'un rapport entre le développement, la floraison et le contenu pigmentaire des végétaux ressort de quelques indications de la littérature¹.

1. Nous ne retiendrons dans ce qui suit que ce qui concerne les pigments chlorophylliens et négligerons quelques observations, cependant très inté-

Nous avons déjà signalé plus haut le cas des *Eryngium*, cité par MORREN en 1858. Dans son travail de 1895, BONNIER constate que, chez les plantes transportées en montagne, le contenu plus abondant en chlorophylle correspond à une floraison plus hâtive.

Récemment, des variations de teneur en chlorophylle en rapport avec les modalités de l'avancement du développement sont décrites dans diverses circonstances : chez les blés vernalisés (FILIPENKO, cité par DAVID, 1946); d'une limbe à l'autre, chez la betterave sucrière (DE ROUBAIX et LAZAR, 1942); d'une feuille de vigne à la suivante, selon les phases du développement annuel (TAVADZE, 1952); de feuille à feuille au cours du développement du riz (YOSHIAKI et ses collaborateurs, 1952).

Certains auteurs constatent chez quelques espèces que l'accumulation de la chlorophylle change d'une variété à l'autre, en rapport avec leur plus ou moins grande hâtivité : les variétés hâtives de pommier ont moins de chlorophylle que les tardives (CHERNENKO, 1950); pour notre part, nous avons constaté que les variétés de fraisiers à gros fruits présentent un phénomène analogue (encore inédit).

D'autres auteurs mettent l'accent sur les différences de contenu chlorophyllien chez des plantes dioïques selon les sexes qui, comme on le sait, ne fleurissent généralement pas exactement au même moment. C'est le cas du travail de IURACEC sur *Urtica dioica* (1940) et de celui de CHEUVART sur *Cannabis sativa* (1955).

Pour l'essentiel, nos observations sont en accord avec ces données : chez le fraisier des quatre-saisons aussi, la teneur en pigments se modifie de feuille à feuille en liaison avec l'avancement du développement et le déclenchement de la floraison.

Mais nous insistons sur le fait que des modifications importantes du métabolisme pigmentaire se produisent, en jours longs, à un

ressantes, relatives aux caroténoïdes (voir par exemple, les travaux de MOEWUS, 1938, sur des algues et de MURNEEK sur des plantes supérieures — MURNEEK, 1939-1941).

moment bien précis du développement : à la photophase physiologique. Nous prouvons, par plusieurs expériences, que ces modifications sont simultanément nécessaires au déclenchement de la mise à fleurs en jours longs. Enfin, nous démontrons qu'elles sont empêchées par l'application des jours courts de 8 h, qui rendent la floraison impossible, et qui introduisent le métabolisme chlorophyllien dans l'impasse que nous avons décrite.

Notre travail montre que *les jours courts, en imposant un métabolisme pigmentaire spécial, s'opposent en fait à la réalisation des changements de la photophase, qui sont primordiaux pour la sexualisation finale.*

5. Le métabolisme des chlorophylles lors du passage à l'état sexué.

Tandis que, dans les conditions de milieu convenables, en jours longs, les changements de contenu en chlorophylles se produisent à la photophase physiologique, le méristème fonctionne d'abord quelque peu végétativement par le jeu de ses zones latérales, puis les divisions s'activent dans les zones axiales : c'est le déclenchement de la mise à fleurs. Dans ces conditions, les transformations métaboliques commencent, alors que la structure des méristèmes du fraisier (ceux de la tige principale et des jeunes plants) est encore végétative. Tous les méristèmes font encore des feuilles, et cependant on voit progressivement l'accumulation des pigments chlorophylliens s'atténuer dans la jeunesse des limbes et son rythme lent se maintenir au-delà de l'âge adulte jusqu'à l'extrême vieillesse.

Des observations récentes, encore inédites, faites sur *Kalanchoe* indiquent, elles aussi, au fur et à mesure qu'on approche de la floraison, une diminution de l'accumulation pigmentaire dans les jeunes feuilles en croissance. Le phénomène est visible à l'œil nu et les mesures précises le confirment.

La signification d'une telle évolution est difficile à discuter. Cependant, dans le cadre du métabolisme incessant des pigments, on peut admettre qu'au voisinage de l'état sexué,

la part de l'élimination pigmentaire augmente relativement à la part de la synthèse. Chez le fraisier, l'équilibre nouveau créé tend à persister tout au long de la vie des feuilles.

Il importe de remarquer que ces modifications métaboliques ont lieu, même si le milieu ambiant reste constant. On les observe alors qu'on maintient constamment des jours longs et une température constante de 20 °C. Il s'agit d'une évolution **interne**, comme si les propriétés des systèmes enzymatiques liés au métabolisme des chlorophylles se modifiaient pendant la préparation, puis le passage à l'état sexué.

L'hypothèse d'une modification des propriétés des enzymes lors de la sexualisation est supportée par plusieurs ordres de faits – l'atténuation de l'accumulation des pigments dont nous venons de parler étant mise à part.

D'abord, nous trouvons, chez la plante en fleurs, une amplification nette des fluctuations journalières à tous les âges du limbe. L'activité enzymatique liée au mouvement quotidien des teneurs augmente.¹

Ensuite, nous constatons que le rapport entre la quantité de chlorophylle *a* et la quantité de chlorophylle *b* s'abaisse à la floraison, surtout dans la feuille vieille. L'abaissement exprime le fait qu'à l'état sexué, l'accroissement relatif de l'élimination pigmentaire concerne plus spécialement la chlorophylle *a*. On peut supposer l'intervention accrue d'un enzyme touchant spécifiquement cette chlorophylle.

Enfin, nous observons une réactivité très grande du contenu chlorophyllien des plantes en fleurs lorsqu'on les transfère de jours longs en jours courts, et peut-être un comportement particulier lors du retour de jours courts en jours longs.

1. L'augmentation se produit sans qu'on puisse affirmer, d'après nos mesures, que la fixation des chlorophylles sur les protéines chloroplastiques change. Ceci paraît en contradiction avec le fait qu'au cours de la croissance foliaire, l'amplitude la plus grande des variations journalières – qu'on trouve dans les jeunes feuilles – correspond à la fixation la plus faible des pigments.

Des mesures ultérieures permettront sans doute d'éclaircir ce point.

Ces caractères ne peuvent guère s'expliquer que par l'existence d'un contenu enzymatique original et spécifique de l'état sexué.

L'activité des enzymes des plantes en fleurs, en comparaison de celle des plantes végétales, est peu étudiée dans la littérature d'une manière directe. Par contre, on signale souvent chez ces plantes des comportements métaboliques distincts. Certaines données concernent la teneur en tel ou tel produit; quelques autres sont relatives à l'activité enzymatique à l'une ou l'autre phase du développement (et non spécialement à la phase sexué).

Nous avons déjà cité les travaux de MURNEEK (1937), partiellement inspirés des vues de KLEBS, les recherches de R. et M. BOUILLENNE (1933) sur la sexualisation et les oxydations cellulaires chez *Mercurialis annua*, ainsi que le travail de BOUILLENNE, KRONACKER et DE ROUBAIX (1940) sur la betterave sucrière. Récemment, un travail de DUPERON (1952) consacré à la vernalisation des blés d'hiver montre qu'au moment « où les processus de reproduction commencent à se manifester, les plantes vernalisées accroissent considérablement leur teneur en glucides solubles et notamment en sucres réducteurs ». DAVID (1949), SECHET (1949), DUPERON (1952) trouvent chacun sur le même matériel, des modifications progressives du taux de sucres solubles dans les graines vernalisées. DUPERON (1946-1952) note en outre, chez ces graines, un appauvrissement en lipides, phénomène également observé par MIKHAILOVA (1949). De tels changements reposent évidemment sur des modifications de l'activité des enzymes lors du traitement de vernalisation.

L'évolution de l'activité de quelques enzymes a été suivie par ROUBINE (1949) et ses collaborateurs au cours du développement de la pomme de terre. Dans la betterave sucrière, DE ROUBAIX et LAZAR (1954) ont étudié l'activité respiratoire des racines tout au long du développement de la graine à la graine; ils ont rencontré une série d'étapes qui s'identifient d'ailleurs, selon les auteurs, à celles que BOUILLENNE, KRONACKER et DE ROUBAIX (1940) ont différenciées en se basant sur des

critères morphologiques, anatomiques et chimiques.

Travaillant sur des chloroplastes qu'il isole de feuilles homologues de tabacs d'âges différents, IRMAK (1955) voit l'amidon disparaître à l'obscurité d'autant plus lentement que les plantes sont plus âgées.

D'autres informations viennent de SISSAKIAN et son école (diverses publications entre 1936 et 1955).

Ces chercheurs décrivent, au cours de la vernalisation des blés d'hiver, des variations dans l'activité de la cytochromoxydase, de l'oxydase de l'acide ascorbique, de la déshydrogénase, tandis que s'accomplissent dans l'embryon, à température basse, des processus sans lesquels la mise à fleurs serait impossible.

Étudiant en particulier, par la méthode de l'infiltration par le vide (vacuum-infiltration), le rapport de la synthèse à l'hydrolyse du saccharose, les auteurs le trouvent différent selon que les plantes sont vernalisées ou non. Chez le blé Ukrainka (à thermophase froide), comme chez une variété de cotonnier (à thermophase chaude), l'hydrolyse du saccharose l'emporte sur la synthèse dans les feuilles des plantes vernalisées qui s'appêtent à fleurir; tandis qu'au contraire, chez les témoins non vernalisés, incapables de se sexualiser, la synthèse l'emporte sur l'hydrolyse (SISSAKIAN, 1937; voir aussi SISSAKIAN, 1954).

Une autre expérience de SISSAKIAN et KOPYAKOVA (1941) est intéressante. Il s'agit d'un essai sur le tournesol, dont on sait que le méristème principal forme seul l'unique et énorme capitule floral. Si on étudie les feuilles en présence du capitule, l'hydrolyse du saccharose est intense et il n'y a pas de synthèse protéique. Mais dès qu'on coupe le capitule, l'équilibre est rompu; la synthèse du saccharose s'intensifie et la synthèse protéique apparaît dans les limbes. Incontestablement, l'état du végétal, dont on empêche la floraison d'une manière brutale, s'exprime au travers de changements d'activité des enzymes foliaires.

Il convient d'insister sur le fait que SISSAKIAN retrouve régulièrement une dominance

de l'hydrolyse dans les feuilles des plantes dès que la vernalisation a rendu préalablement la sexualisation possible.

Ce résultat n'est pas sans analogie avec le nôtre : nous observons toujours à l'approche de la floraison des fraisiers, puis après leur sexualisation, une accentuation des processus d'élimination dans le métabolisme chlorophyllien des jeunes limbes et des limbes adultes. *Il est possible que cette évolution résulte d'une augmentation de l'activité de la chlorophyllase qui hydrolyserait la chlorophylle, donnant naissance à de la chlorophyllide et à du phytol.* L'hypothèse est d'autant plus plausible que

la chlorophyllase attaque plus facilement la chlorophylle *a* que la chlorophylle *b*; ce qui cadre avec l'abaissement du rapport entre les quantités de chlorophylles *a* et *b* chez les plantes en fleurs.

On est ainsi conduit à penser d'abord que *la sexualisation des fraisiers dépend fondamentalement de l'élaboration, pendant la photophase et en jours longs, de caractères enzymatiques nouveaux, introduisant un métabolisme pigmentaire propre*; et ensuite que, parmi ces caractères, il faut sans doute situer une augmentation de l'activité hydrolytique de la chlorophyllase des feuilles.

III. L'ACTION FLORIGÈNE DE L'INSAPONIFIABLE EXTRAIT DES FEUILLES DE PLANTES EN FLEURS

Le fait que l'extrait insaponifiable des limbes provoque la formation de fleurs chez les plants de fraisier a fait l'objet de notre part de multiples expériences depuis 1949. A cette époque, nous constatons que la saponification lente, à froid, à la potasse alcoolique, d'un morceau de limbe adulte prélevé sur des fraisiers en fleurs cultivés en jours longs de 16 h, révèle, dans chaque cellule pallisadique, une grosse gouttelette très caractéristique qui tient en solution des caroténoïdes. Chez les fraisiers de même âge maintenus en jours courts de 8 h depuis le semis, et qui ne fleurissent jamais, la gouttelette n'existe pas : on observe alors, après saponification, des cristaux de caroténoïdes typiques¹ (SIRONVAL, 1950).

Ce phénomène nous a engagé à essayer si l'extrait insaponifiable brut ne pouvait pas aider la floraison. Nous servant de plants isolés de leur plante-mère, nous avons trouvé que l'extrait qu'on leur applique à l'aide d'un pinceau empêche l'avortement du bouton ter-

minal des hampes florales. Le présent mémoire démontre que cet effet n'est pas le seul possible : l'extrait insaponifiable brut s'avère capable d'influencer l'activité d'un méristème fonctionnant végétativement, et de l'orienter vers la formation d'une fleur.

D'une manière plus précise, si nous nous référons à ce que nous avons dit plus haut (p. 208) l'extrait agit sans doute dans le méristème de telle sorte qu'il active les divisions cellulaires dans les zones axiales au détriment des zones latérales du corps et de la tunique.

Nous sommes en mesure d'affirmer, grâce à la mise au point d'un test adéquat, que deux fractions au moins de l'insaponifiable total ont une activité de ce type :

- d'une part, la fraction stérol, à forte concentration;
- d'autre part, la vitamine E, à faible concentration.

Les stérols, comme la vitamine E, sont des produits dont la présence a été reconnue dans les plantes depuis plusieurs années, mais dont on ignorait jusqu'ici le rôle physiologique.

A notre connaissance, on dispose de quelques indications de l'activité possible des

1. VAN WISSELINGH, en 1915, a également décrit des cas où la saponification à froid permet la cristallisation des caroténoïdes dans les cellules, et d'autres, où on observe des gouttelettes d'une huile jaune.

stérols, par exemple dans deux travaux de CHOUARD (1936, 1937). L'auteur utilise la dihydrofolliculine et la folliculine et réussit à faire fleurir plus tôt des Reine-Marguerite. Par ailleurs, récemment, un travail de HEMBERG et LOWEN (1954) a mis en évidence une action de la vitamine K qui provoque la formation d'un plus grand nombre de capsules chez *Datura stramonium*. L'augmentation du nombre de capsules est d'environ 30 %.

En dehors de ces cas, ROBERTS (1951) d'une part, et BONNER et BONNER (1948) d'autre part, ont également signalé des effets positifs obtenus à l'aide d'extraits, mais les produits en jeu ne sont pas chimiquement définis et le résultat n'a pas pu être répété.

Enfin, toute une série de publications sont consacrées à l'action des auxines ou de l'acide triiobenzoïque. Ces produits révèlent parfois une action florigène augmentant le nombre des initiales de fleurs ou hâtant quelque peu la floraison dans des conditions bien définies. Toutefois, on ne peut considérer qu'il s'agit d'une action physiologique normale : d'une part, les auxines sont utilisées à des doses pharmacodynamiques qu'on ne rencontre pas dans les tissus ; et d'autre part, l'acide triiodobenzoïque et ses homologues sont des substances synthétiques que les végétaux ne produisent pas.

A présent, nous sommes amené à nous demander quelles relations il pourrait y avoir entre la vitamine E (et peut-être la vitamine K?) — dont nous montrons la présence dans

l'insaponifiable et dont nous prouvons qu'elle a une action sur la floraison — et le métabolisme des pigments en jours longs, tel qu'il se présente au moment de la sexualisation.

Si, comme nous le pensons, le métabolisme pigmentaire de la plante qui va fleurir, dans des conditions convenables de milieu, est notamment caractérisé dans la jeune feuille, puis dans le limbe adulte, par une augmentation de l'hydrolyse de la chlorophylle (surtout sous sa forme *a*), il devrait en résulter une certaine disponibilité de molécules de phytol. Il est normal de s'attendre, dans ces conditions, à une production accrue des vitamines E et K. Divers travaux de DAM et ses collaborateurs militent en faveur d'une relation entre la formation de ces vitamines dans la feuille verte et le métabolisme de la chlorophylle (DAM, GLAVIND et NIELSEN, 1940). La même opinion est défendue par SCHOPFER (1949) qui propose le schéma de la fig. 18 pour exprimer la place probable du phytol et de la chlorophylle sur les voies de la biosynthèse des vitamines E et K. Ce schéma est en accord complet avec l'hypothèse que nous formulons.

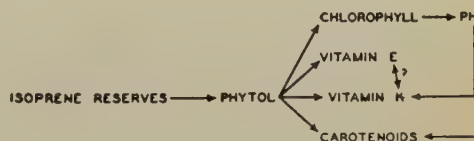


Fig. 18. — Le schéma de SCHOPFER montrant le rôle possible du phytol dans la synthèse des vitamines E et K.

EN CONCLUSION,

les relations que nous avons décrites, entre le milieu ambiant — en particulier la durée des jours et le régime des températures — le déroulement du développement et le déclenchement de la floraison des fraisiers nous paraissent pouvoir s'exprimer comme suit :

1° Il existe, dans le cours du développement à partir de la graine, une phase physiologique définie, la **photophase**, dont les

activités, essentielles pour la mise à fleurs, demandent un milieu approprié : jours longs, températures journalières fluctuantes, chaude le jour, froide la nuit. Cette phase est délimitée morphologiquement par des aspects précis (formule dentaire, rougissement des feuilles, etc.).

2° Dès les premières feuilles de la plante, la durée des jours et le régime des températures

agissent sur le métabolisme des chlorophylles. Par exemple, chez le fraisier des quatre-saisons, en jours longs, la teneur en pigments est élevée, les rapports $\frac{a}{b}$ bas, tandis qu'en jours courts, la teneur est basse et les rapports $\frac{a}{b}$ sont élevés.

3° Les activités physiologiques de la photophase ne peuvent s'amorcer qu'en jours longs, **dans le cadre d'un métabolisme chlorophyllien préalable de jours longs**. Un métabolisme de jours courts ne les permet absolument pas.

4° Lorsqu'elle peut se réaliser en jours longs, la photophase correspond à une transformation des propriétés enzymatiques des feuilles en liaison avec les pigments. Progressivement, un contenu pigmentaire nouveau se manifeste; on note **une intensification de l'hydrolyse des chlorophylles** (surtout de la chlorophylle *a*) dans la jeunesse foliaire et à l'âge adulte.

5° On peut formuler l'hypothèse que, chez la plante qui va fleurir, l'intensification de l'élimination des pigments résulte **d'un accroissement de l'activité hydrolytique**

de la chlorophyllase. Il s'en suit, par l'intermédiaire du phytol libéré, une possibilité de synthèse accrue de vitamines E et K.

6° Ces produits, et en tout cas la vitamine E, qui sont présents dans l'insaponifiable des limbes, **activent les divisions cellulaires dans les zones axiales des méristèmes** et orientent ainsi vers la formation des organes floraux.

Ainsi donc, nous sommes amené à penser que **la photopériode contrôle la mise à fleurs en ce qu'elle autorise** (ou au contraire empêche, selon sa durée) — pendant la photophase du développement et par l'intermédiaire du métabolisme des pigments chlorophylliens — **l'établissement, puis le maintien, d'un fonctionnement tel que certains produits, comme les vitamines E et K et des stérols, sont activement formés dans les limbes et sont utilisables dans les méristèmes où ils déclenchent les mitoses des zones axiales**.

Dans cette conception, **la photopériode détermine le passage de l'état végétatif à l'état sexué par l'intermédiaire de son action sur le métabolisme chlorophyllien, en connection avec l'évolution des systèmes enzymatiques des feuilles**.

RÉSUMÉ

I

1. L'analyse des réactions du fraisier des quatre-saisons à la durée relative des jours et des nuits et au régime journalier de la température ambiante révèle que le comportement de la plante se modifie au cours de son développement. On peut affirmer que les changements morphologiques qu'on observe depuis le semis jusqu'à la floraison ne sont que l'expression extérieure de *transformations physiologiques profondes touchant les caractères du fonctionnement du végétal*.

2. Ces transformations correspondent à l'existence de trois grandes phases physiologiques :

a) La première de ces phases est la *phase de vie végétative*. Elle commence au semis et s'achève avec la croissance de la 15^e-17^e feuille. Au cours de cette phase, le fonctionnement est relativement peu exigeant à l'égard de la durée des jours ou du régime de la température.

b) La seconde phase est une *photophase physiologique* qui se situe entre la croissance de la 15^e-17^e feuille et la floraison. Au cours de la photophase, le fonctionnement devient très sensible à la durée des jours et, d'une manière moins évidente, au régime de la température.

Les jours courts y arrêtent instantanément le développement, tandis qu'au contraire le retour en jours longs en permet la reprise immédiate. Pour parcourir sa photophase, la plante a absolument besoin de jours longs.

c) Enfin, la troisième phase est la *phase de vie sexuée*. Elle commence après la première floraison et dure jusqu'à la mort du fraisier.

Pendant cette phase, la sensibilité à la photopériode ou à la température persiste, mais sous des formes originales. Les jours courts réduisent quelque peu le nombre des fleurs et affectent la forme des hampes florales.

3. Le fonctionnement physiologique de la photophase revêt, pour la mise à fleurs des fraisiers, une importance exceptionnelle; nos résultats indiquent que *la photophase est sans aucun doute le siège de transformations très spécifiques qui préparent la plante à fleurir*.

4. Inéluctablement, l'accomplissement de la photophase physiologique en milieu adéquat, en jours longs, aboutit à la mise à fleurs. Le fraisier entre alors dans la phase de vie sexuée; *il s'y maintient constamment quel que soit par ailleurs le milieu qui lui est imposé* (même après un long séjour en jours courts). De ce point de vue, le développement ne paraît pas réversible.

II

5. *Le contenu des limbes des fraisiers en pigments chlorophylliens est sujet à des variations se produisant selon certaines lois en rapport étroit, d'une part, avec l'avancement du développement, et d'autre part, avec les conditions du milieu, notamment avec l'alternance de jours et de nuits d'une certaine durée.*

6. Dans certains cas, ces variations peuvent être très considérables et très rapides, (on peut par exemple les enregistrer au cours d'une seule journée), ce qui indique indiscutablement que *les chlorophylles sont constamment métabolisées dans la feuille*.

7. *Les modifications du métabolisme des chlorophylles au cours de l'avancement du dévelop-*

pement sont particulièrement nettes durant la photophase physiologique. Jusque là, dans les conditions de milieu convenable, en jours longs, les quantités de ces pigments ont progressivement augmenté d'une feuille à la suivante. Puis brusquement, vers la 15^e-17^e feuille, on voit le métabolisme « végétatif » se transformer, tandis que s'élabore à sa place un autre métabolisme, « sexué », qui sera celui de la plante en fleurs.

8. Le métabolisme « sexué », qui se constitue au terme de la photophase en jours longs, est caractérisé par un abaissement relatif de la quantité de chlorophylle *b* (rapports $\frac{a}{b}$ bas), ainsi que par une accumulation anormalement lente des pigments dans la jeunesse et surtout à l'âge adulte des limbes - accumulation qui persiste cependant jusqu'à l'extrême vieillesse foliaire.

9. En jours courts, un contenu chlorophyllien aberrant s'installe dès les premières feuilles de la plante, *bien avant la photophase.* Ce contenu « de jours courts » est distinct du contenu « de jours longs » par plusieurs caractères (teneurs faibles en pigments; rapports $\frac{a}{b}$ élevés, et d'autres caractères...). Il persiste de feuille à feuille aussi longtemps que les jours courts sont appliqués et s'avère totalement incapable d'évoluer quelque peu : le métabolisme pigmentaire paraît introduit dans une impasse. En même temps, le fraisier reste végétatif.

10. En température anormale, par exemple à 20 °C constants, le métabolisme chlorophyllien est aussi modifié, mais la modification est partielle. Elle n'interdit pas les changements métaboliques de la photophase, quoiqu'elle leur confère quelques aspects originaux. Parallèlement, la plante fleurit avec des modalités particulières.

11. Cependant, dès que les conditions convenables de milieu sont rétablies (par exemple lors du retour de jours courts en jours longs), le contenu pigmentaire correspondant, de jours longs, se reconstitue aussitôt. Sur la base de ce contenu, on observe ensuite régulièrement une évolution aboutissant à la floraison et qui comporte simultanément l'abaissement du rapport $\frac{a}{b}$ et l'installa-

tion du mode d'accumulation propre au métabolisme « sexué ». *Les rapports entre le métabolisme chlorophyllien, les conditions du milieu ambiant (en particulier la durée des jours) et la mise à fleurs apparaissent ainsi en pleine évidence.*

III

12. En se servant de plants de fraisiers isolés de leur plante-mère en fleurs, *il est possible de réaliser un test suffisamment sensible de l'activité florigène* de tel ou tel extrait ou produit : le plant-test.

13. Le test permet de démontrer l'activité sur la floraison de l'insaponifiable brut extrait des feuilles de fraisiers en fleurs. Lorsqu'il parvient à certains méristèmes, *cet extrait oriente l'activité mitotique vers la formation des organes floraux.*

14. Il semble bien qu'on doive citer, parmi les éléments actifs de l'insaponifiable, d'une part, *la vitamine E* (à faible dose) et d'autre part, *la fraction stérol* (à dose élevée).

15. L'ensemble des faits conduit à penser que *la durée relative des jours et des nuits agit sur le passage de l'état végétatif à l'état sexué parce qu'elle contrôle les caractères du métabolisme des chlorophylles, en particulier pendant la photophase. Elle arriverait ainsi à régler les disponibilités en vitamine E, et peut-être en quelques autres produits florigènes.*

INDEX DES AUTEURS CITÉS

1. ARCİKOWSKY V., Über die Pödogenesis bei den Pflanzen, *Bull. Jard. Imp. Bot. St Petersburg*, 11, 1, 1911.
2. ARNAL C., Recherches morphologiques et physiologiques sur la fleur des Violacées, Dijon, 1945.
3. ASHBY E., Studies in the morphogenesis of leaves, I et II, *New Phytol*, 47, 153 et 177, 1948.
4. ASHBY E. et WANGERMAN E., Studies in the morphogenesis of leaves, III, Preliminary observations on vegetative growth in *Lemna minor*, *New Phytol*, 48, 374, 1949.
5. AVAKIAN A., Processus stadiaux et hormone dite florigène (en russe), *Agrobiologia*, 1, 1948.
6. BAUER L., Die Trennung der Karotenoïde und Chlorophylle mit Hilfe der Papierschromatographie, *Naturwiss.*, 39, 88, 1952.
7. BECKER T., Wuchsstoff- und Säureschwankungen bei *Kalanchoe blossfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkelwechseln, *Planta*, 43, 1, 1953.
8. BERNER E., Chlorophyll production by young coniferous plants at different light intensities, *Universit. i Bergen, Naturvit. rekke*, 6, Arbok 1949.
9. BLAAUW A., The result of temperature during flower formation for the whole Hyacinth, *Proceed. Kon. Neder. Akad. Wetensch., Amsterdam*, 23, 1, 1924.
10. BLAAUW A., HARTSEMA A. et HUYSMAN E., Temperatuur en strekkings-periode van de Narcis, I, *Proceed. Kon. Neder. Akad. Wetensch., Amsterdam*, 35, 803, 1932.
11. BODE O., Über Zusammenhänge zwischen CO² Assimilation und Photoperiodismus bei *Kalanchoe blossfeldiana*, *Planta*, 33, 278, 1942.
12. BONNER J. et BONNER D., Notes on induction of flowering in *Xanthium*, *Bot. Gaz.*, 110, 154, 1948.
13. BONNER W. et BONNER J., The role of carbon dioxide in acid formation by succulent plants, *Am. Journ. of Bot.*, 35, 113, 1948.
14. BONNIER G., Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin, *Ann. Sc. Nat. (Bot.)*, 20, 217, 1895.
15. BORTHWICK H., HENDRICKS S. et PARKER M., Action spectrum for photoperiodic control of floral initiation of a long day plant, « Wintex » barley (*Hordeum vulgare*), *Bot. Gaz.*, 110, 103, 1948.
16. BORTHWICK H., HENDRICKS S. et PARKER M., Action spectrum for inhibition of stem growth in dark-grown seedlings of albino and non-albino barley (*Hordeum vulgare*), *Bot. Gaz.*, 113, 95, 1951.
17. BORTHWICK H., HENDRICKS S. et PARKER M., The reaction controlling floral initiation, *Proceed. Nat. Acad. Sc.*, 38, 929, 1952.
18. BORTHWICK H., HENDRICKS S., PARKER M., TOOLE E. et TOOLE V., A reversible photo-reaction controlling seed germination, *Proceed. Nat. Acad. Sc.*, 38, 662, 1952.
19. BORTHWICK H., HENDRICKS S., TOOLE E. et TOOLE V., Action of light on lettuce seed germination, *Bot. Gaz.*, 115, 205, 1954.
20. BOUILLENNE R., Les racines échasses de *Iriarteia exorrhiza* MART. (Palmier) et de *Pandanus div. sp.* (Pandanacées), *Mém. Acad. Roy. Belg. (classe Sc.)*, 8, (5), 1927.
21. BOUILLENNE R., Anatomical data for the study of growth differentiation in higher plants, *Plant. Phys.*, 3, 459, 1928.
22. BOUILLENNE R., KRONACKER P. et DE ROUBAIX J., Étapes morphologiques et chimiques dans le cycle végétatif de la betterave sucrière, *Inst. Belg. Amélior. Better.*, 3, 87, 1940.

23. BOUILLENNE R., BOUILLENNE M. et GHENNE L., Étude comparative du métabolisme des carbohydrates solubles chez les mâles et les femelles de *Mercurialis perennis*, *Comptes Rendus Soc. Biol.*, 114, 189, 1933.
24. BOUILLENNE R. et BOUILLENNE-WALRAND M., Le phytotron de l'Institut Botanique de l'Université de Liège, Liège, 1951.
25. BOUILLENNE R., Hormones végétales, organogénèse et sexualité, *Lecture Acad. Roy. Belg. (classe Sc.)*, en publication, 1955.
26. BOUILLENNE M. et LAZAR O., Extraction du carotène de *Daucus carota* L., *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, 2, 1, 1935.
27. BOWDEN F. et MOORE T., Absorption spectrum of the vitamin E fraction of wheat-germ oil, *Nature*, 132, 204, 1933.
28. BUKATSCH F., Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpinen Pflanzen, *Zeitschr. für gesamte Naturwiss.*, 5, 263, 1939.
29. BUKATSCH F., Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpiner Pflanzen, II, *Zeitschr. für gesamte Naturwiss.*, 6, 197, 1940.
30. BÜNNING E., Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion, *Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 54, 590, 1936.
31. BÜNNING E., Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit, *Flora*, 38, 93, 1933.
32. BÜNNING E., Über Langtagpflanzen mit doppelter photophiler Phase, *Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 64, 85, 1951.
33. BÜNNING E., Der tagesperiodische Verlauf der Substanzproduktion und speziell der Zellulose-synthese in Beziehung zur photoperiodischen Reaktionsweise, *Planta*, 39, 460, 1951.
34. BÜNNING E., Der Verlauf der endogenen Tagesrhythmik bei photoperiodischen Störlicht-Versuchen mit Soja, *Phys. Plant.*, 7, 538, 1954.
35. BÜNSOW R., Über tages- und jahresrhythmische Änderungen der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit bei *Kalanchoe blossfeldiana* und ihre Beziehung zur endogenen Tagesrhythmik, *Zeitschr. Bot.*, 41, 257, 1953.
36. CAJLAHJAN M., On the mechanism of photoperiodic reaction, *Comptes Rendus Acad. Sc. URSS*, 10, 89, 1936.
37. CAJLAHJAN M., Hormonal theory of plant development, Moscou, 1937.
38. CAJLAHJAN M. et RUPCHEVA I., Sur la signification de l'interruption de la photopériode par un moment d'obscurité pour la réaction photopériodique (en russe), *Doklady Akad. Nauk. SSSR*, 60, 1441, 1948.
39. CARR D., The photoperiodic behaviour of short day plants, *Phys. Plant.*, 5, 70, 1952.
40. CHERNENKO E., Teneur en chlorophylle des feuilles chez les variétés de pommier et de choux à vitesse de maturation différente (en russe), *Doklady Akad. Nauk. SSSR*, 72, 401, 1950.
41. CHEUVART C., Expériences sur le développement de *Cannabis sativa* L. (sexualité et pigments foliaires) à température constante et sous différents régimes de photopériodisme, *Bull. Acad. Roy. Belg.*, 40, 1152, 1954.
42. CHIBNALL A., PIPER S., POLLARD A., BUCHAN SMITH J., WILLIAMS E., The wax constituents of the apple cuticle, *Biochem. Journ.*, 25, 2095, 1931.
43. CHOUARD P., Action de la folliculine et de la thyroxine sur les Reines-Marguerites, *Comptes Rendus Soc. Biol.*, 117, 1180, 1934.
44. CHOUARD P., Nouvelles recherches expérimentales sur l'action de la folliculine sur la floraison des Reines-Marguerites et de plusieurs autres plantes, *Comptes Rendus Soc. Biol.*, 122, 823, 1936.
45. CHOUARD P., Action combinée de la folliculine et de la durée d'éclairement sur la floraison des Reines-Marguerites, *Comptes Rendus Soc. Biol.*, 126, 509, 1937.
46. CHOUARD P., Pourquoi fleurissent les plantes? *Les conférences du Palais de la découverte*, Paris, 1949.
47. CLAES H., Dissertation, cité par BÜNNING, E. dans son article : Die entwicklungspysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei der Pflanzen, *Naturwiss.*, 33, 271, 1946.
48. CLAES H. et MELCHERS G., Der nächtliche Starkeabbau bei einer Kurztag und einer tagneutralen Sippe von *Xanthium* in verschiedenen photoperiodischen Bedingungen, *Zeitschr. für Naturforsch.*, 4b, 48, 1949.
49. COMAR C., Analysis of plant extracts for chlorophyll *a* and *b* using a commercial spectrophotometer, *Ind. Eng. Chem. Anal. Ed.*, 14, 877, 1942.
50. COSTERIUS J., Poedogenesis?, *Recueil Trav. Bot. Neerl.* 1, 128, 1904.
51. DAM H., GLAVIND J. et NIELSEN N., Weitere Untersuchungen über die Bildung des Vitamins K im Pflanzenorganismus, *Zeitschr. physiol. Chemie*, 265, 80, 1940.
52. DAVID R., L'influence de la printanisation sur les glucides de l'albumen du grain de blé, *Comptes Rendus Acad. Sc.*, 228, 1242, 1949.
53. DARWIN D., De la variation des animaux domestiques et des plantes à l'état domestique, traduction française, Reinwald, Paris, 1868.

54. DE ROUBAIX J. et LAZAR O., Chlorophylle et betterave, *Public. Techn. de l'I.B.A.B.*, 191, 1942.
55. DE ROUBAIX J. et LAZAR O., Métabolisme respiratoire de la betterave sucrière de la graine à la graine, *Public. Techn. de l'I.B.A.B.*, 1, 1954.
56. DE ZEEUW, Doctor's thesis, Wageningen, 1954, cité par WELLENSIEK S., DOORENBOS H. et DE ZEEUW D., dans : The mechanism of photoperiodism, 8^e Congrès de Bot., Paris, *Rapports et Communications, Sections 11 et 12*, 307, 1954.
57. DOORENBOS J., « Rejuvenation » of *Hedera helix* in graft combinations, *Proceed. Kon. Neder. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 57, 99, 1954.
58. DUPERON R., Influence de la printanisation sur la teneur en réserves lipidiques du grain de blé, *Rev. Gén. Bot. Fr.*, 53, 525, 1946.
59. DUPERON R., Influence de la vernalisation sur le métabolisme, *Rev. Gén. Bot. Fr.*, 59, divers articles, 1952.
60. EGLE K., Die Biosynthese der Chlorophyllfarbstoffe, *Naturwiss.*, 40, 579, 1953.
61. EHRENBERG M., Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegung bei *Phaseolus multiflorus* unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen, *Planta*, 38, 244, 1950.
62. EMMERIE A. et ENGEL Chr., Colorimetric determination of α -Tocopherol (Vitamin E), *Recueil Trav. Chim. des Pays-Bas*, 57, 1351, 1938.
63. FIGDOR W., Übergangsbildung von Pollen zu Fruchtblättern bei *Humulus japonicus* und deren Ursachen, *Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math-nat. Klasse*, 120, 689, 1911.
64. FILIPENKO, cité par DAVID R., dans : Printanisation des végétaux cultivés, Herman, Paris, 1946.
65. FLINT L. et MAC ALISTER E., Wave lengths of radiation in the visible spectrum inhibiting the germination of light sensitive lettuce seed *Smith. Misc. Coll.*, 94, 1, 1935.
66. FOUASSIN A., Identification chromatographique des chlorophylles-cuivres dans les légumes reverdis, *Rev. Ferm. et Indus. Alimentaires*, 9, 117, 1954.
67. FUNKE C., The photoperiodicity of flowering under short day with supplemental light of different wave lengths, dans : *Vernalisation and Photoperiodism*, 79, Waltham, Mass., USA, 1948.
68. GALSTON A., Adaptive enzymes, endogenous rhythms and the photoperiodic behaviour of plants, 8^e Congrès Bot., Paris, *Rapports et Communications, Sections 11 et 12*, 326, 1954.
69. GARNER W. et ALLARD H., Effect of relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants, *Journ. Agr. Res.*, 18, 555, 1920.
70. GARNER W. et ALLARD H., Effect of relative length of day and night on flowering and fruiting of plants, *Smithsonian report*, 570, 1920.
71. GARNER W. et ALLARD H., Localisation of the response in plants to relative length of day and night, *Jour. Agr. Res.*, 31, 555, 1925.
72. GASSNER G., Beiträge zur physiologischen Charakteristik Sommer und Winter annualer Gewächse in besondere der Getreidepflanzen, *Zeitschr. für Bot.*, 10, 417, 1918.
73. GIARD A., La castration parasitaire, *Bull. Sc. du Nord de la France*, 18, 23, 1887.
74. GODNIEV T. et TARENTJEVA V., Sur la teneur en chlorophylle des bourgeons de plantes ligneuses en hiver et au printemps (en russe), *Doklady Akad. Nauk. SSSR*, 83, 481, 1952.
75. GRAINGER J., Metabolism and flowering, *Ann. Appl. Biol. G-B*, 27, 311, 1940.
76. GRAINGER J., Growth cycle metabolism of plants in relation to flowering, *Ann. Appl. Biol. G-B*, 35, 624, 1941.
77. GRAVIS A., Contribution à l'étude des variations ; nanisme et pédocarpisme de *Plantago coronopus*, *Suppl. Bull. Biol. de Fr. et de Belg., Suppl.* n° 14, Paris, 1932.
78. GREGOIRE V., La morphogenèse de l'appareil floral, *La Cellule*, 47, 287, 1938.
79. GREGORY F., The control of flowering in plants dans : *Growth in relation to differentiation and morphogenesis*, 75, Cambridge, 1948.
80. GREGORY F., SPEAR I. et THIMANN K., The interrelation between CO² metabolism and photoperiodism in *Kalanchoe*, *Plant. Phys.*, 29, 220, 1954.
81. HAGEM O., The dry matter increase of coniferous seedlings in winter, *Medd. n° 26 fra Vestlandets Fortslige Forsoksstasjon*, 1947.
82. HAMNER K. et BONNER D., Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development, *Bot. Gaz.*, 100, 388, 1938.
83. HARDER R. et VON WITSCH H., Über die Einwirkung von Kurztagsblättern auf im Langtag befindliche Blätter und Stengelteile der gleichen Pflanze, *Planta*, 31, 523, 1940.
84. HARDER R. et BODE O., Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung, und die Blattsukkulenz bei der Kurztagspflanze *Kalanchoe blossfeldiana*, *Planta*, 33, 469, 1943.

85. HARDER R. et VON WITSCH H., Weitere Untersuchungen über die Veränderung der photoperiodischen Reaktion von *Kalanchoe blossfeldiana* mit zunehmenden Alter der Pflanzen, *Planta*, 32, 547, 1942.
86. HARDER R. et SPRINGORUM B., Beobachtungen über Metaplasin- und Blühormonwirkungen bei *Rudbeckia*, *Biol. Zbl.*, 66, 145, 1947.
87. HARDER R., Vegetative and reproductive development of *Kalanchoe blossfeldiana* influenced by photoperiodism, dans : *Growth in relation to differentiation and morphogenesis*, 117, Cambridge, 1948.
88. HARTSEMA A., De periodieke ontwikkeling van *Allium cepa* L. var. *Zittauer Riesen*, Mededel. van Landbouwhogeschool Wageningen, Neder., 48, 265, 1947.
89. HEMBERG T. et LOWEN B., The effect of vitamin K and naphthalene acetic acid on *Datura*, *Svensk farmaceutisk tidskrift*, 58, 938, 1954.
90. HENRICI M., Chlorophyllgehalt und Kohlen-säureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen, *Verhandlungen Naturforsch. Gesell. in Basel*, 30, 43, 1919.
91. HIBBARD A., Photoperiodism and enzyme activity in the Soybean plant, *Univ. Miss. Agr. Exp. Station, Research Bull.*, 271, 1937.
92. HOLDWORTH M. et NUTMAN P., Flowering response in a strain of *Orobancha minor*, *Nature*, 160, 223, 1947.
93. HUBBENET E., Verdissement en lumière intermittente (en russe), *Symposium dédié à V. N. LUBIMENKO*, 43, Kiev, 1938.
94. HUSSEY G., Experiments with two long-day plants designed to test Bunning's theory of photoperiodism, *Phys. Plant.*, 7, 253, 1954.
95. IRMAK L., The relation between hydrolysis of chloroplast starch of tobacco leaves and the age of the plant, *Revue Faculté Sc. Istanbul, série B*, 20, 117, 1955.
96. IURACEC A., A study of the chlorophyll content of the leaves of the male and female plants of *Urtica dioica* L., *Ann. Sc. Univ. Jassy*, II, 26, 809, 1940.
97. KATUNSKIJ V., Dependency of photoperiodic reactions of plants on the spectral composition of light, *Comptes Rendus (Doklady) Acad. Sc. URSS*, 15, 509, 1937.
98. KLEBS G., Über die Blütenbildung von *Sempervivum*, *Flora*, 111, 128, 1918.
99. KLESHNIN A., On the role of spectral composition of light in photoperiodic reaction, *Comptes Rendus (Doklady) Acad. Sc. URSS*, 40, 208, 1943.
100. KLESHNIN A., Role of spectra of visible light in photoperiodic- and formative process at various development alphas, *Comptes Rendus (Doklady) Acad. Sc. URSS*, 52, 813, 1946.
101. KNOTT J., Effect of localised photoperiod on spinach, *Proceed. Amer. Soc. Hort. Sc.*, 31, 152, 1934.
102. KOSKI V. et SMITH J., The nature of the transformation of protochlorophyll, *Carnegie Inst. of Wash., Year Book*, 48, 90, 1949.
103. KOSKI V., Chlorophyll formation in seedlings of *Zea mays* L., *Arch. Biochem.*, 29, 339, 1950.
104. KRENKE N., A morphological analysis of cotton tree (*Gossypium* L.), the variability of the leaves, *Sammlwerk der Abteilung für Phytomorphogenese des Timiriaseff-Instituts für Biologie, Moscou*, 1933.
105. KRENKE N., La régénération des plantes (en russe), nouvelle édition, *Imprimerie de l'Acad. Sc. URSS, Moscou*, 1950.
106. LAIBACH F., Zur Blütenbildung bei Lang- und Kurtztagpflanzen, *Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, 52, 27, 1949.
107. LANCE A., Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L., *Mém. Faculté Sc Paris, Masson et Co*, 1952.
108. LANG A. et MELCHERS J., Die photoperiodische Reaktion von *Hyoscyamus niger*, *Planta*, 33, 653, 1943.
109. LANG A., Physiology of flowering, *Ann. Rev. of Plant Phys.*, 3, 265, 1952.
110. LANG A., Entwicklungsphysiologie, *Fortsch. Bot.*, 15, 400, 1954.
111. LAWALREE A., Organogenèse et histogenèse florale chez quelques composées, *La Cellule*, 52, 216, 1949.
112. LEWIS H. et WENT F., Plant growth under controlled conditions. IV Response of California annuals to photoperiod and temperature, *Am. Journ. of Bot.*, 32, 1, 1945.
113. LOEWING W., Locus and physiology of photoperiodic perception in plants, *Proceed. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 37, 631, 1938.
114. LONA F., La fioritura delle brividiurna *Chenopodium amaranticolor* COSTE et REGN. coltivata in soluzione nutritizia con saccarosio, in assenza di stimulo fotoperiodico euflogeno, *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 56, n° 2, 1948.
115. LONA F., La forma del nomofillo come indice del passaggio alla fase riproduttiva in *Chenopodium amaranticolor*, *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 56, n° 4, 1949.

116. LONA F., Il significato delle glucidi e del fattore antiflorigeno nel meccanismo di fioritura delle piante erbacee ed in particolare delle brevidiurne, *Rend. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere*, 83, 1, 1950.
117. LONA F., Fioritura di *Orobanche* e *Cuscuta* su ospiti vegetativi, *L'Ateneo Parmense*, 24, 1, 1953.
118. LOUIS J., L'ontogenèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes, *La Cellule*, 44, 87, 1935.
119. LUBIMENKO V. et HUBBENET E., The influence of temperature on the rate of accumulation of chlorophyll in etiolated seedlings, *New Phytol.*, 31, 26, 1932.
120. LYSSSENKO T., Les bases théoriques de la vernalisation, publiée en russe en 1935, traduction française dans *Agrobiologie*, 5, Éditions en langues étrangères, Moscou, 1952.
121. MELCHERS G., La fisiologia della fioritura : un capitolo della fisiologia generale dello sviluppo, *Rend. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere*, 83, 1, 1950 (en allemand).
122. MELNIK, cité par LYSSSENKO T., dans son travail « Les bases théoriques de la vernalisation », 1935; voir LYSSSENKO T.
123. MIKHAILOVA L., Contribution à l'étude du métabolisme chez les plantes pendant la vernalisation (en russe), *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 64, 857, 1949.
124. MOEWUS F., Carotinoïde als sexualfarbstoffe von Algen, *Pringsheim Jahrb. für Bot.*, 86, 753, 1938.
125. MONTEVERDE N., Über das Protochlorophyll, *Acta Horti Petropolitani*, 13, 201, 1894.
126. MORREN E., Dissertation sur les feuilles vertes et colorées, Gand, 1858.
127. MOSHKOV B., Rôle de la feuille dans la réaction photopériodique des plantes (en russe), *Troudi po prikladnoi botaniki, gen. i sel.*, 17, 25, 1936.
128. MOSHKOV B., Floraison de plantes à jours courts dans un éclairage continu par l'utilisation d'une greffe (en russe), *Troudi po prikladnoi botaniki, gen. i sel.*, 21, 145, 1937.
129. MOSHKOV B., Sur les photopériodes critiques et optimales (en russe), *Soviet. Bot.*, 4, 32, 1940.
130. MOSHKOV B., Nature physiologique de la réaction photopériodique des feuilles (en russe), *Problemi botaniki*, Impr. Acad. Sc. URSS, 367, 1950.
131. MOYSE A., Le métabolisme des acides organiques chez le *Bryophyllum* (Crassulacées) I et II, *Phys. Plant.*, 8, 453, 1955.
132. MURNEEK A., Biochemical studies of photoperiodism in plants, *Miss. Agr. Exp. Station, Research Bull.*, 268, 1, 1937.
133. MURNEEK A., Physiological factors in reproduction of plants, *Growth*, 3, 295, 1939.
134. MURNEEK A., Sexual reproduction and the carotenoids pigments in plants, *The Amer. Nat.*, 75, 614, 1941.
135. PARKER M. et BORTHWICK H., Effect of variations in temperature during photoperiodic induction upon initiation of flower primordia in Biloxi soybean, *Bot. Gaz.*, 101, 612, 1940.
136. PARKER M. et BORTHWICK H., Influence of temperature on photoperiodic reactions in leaf blade of Biloxi soybean, *Bot. Gaz.*, 104, 612, 1943.
137. PARKER M., HENDRICKS S., BORTHWICK H. et SCULLY N., Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short day plants, *Bot. Gaz.*, 108, 1, 1946.
138. PARKER M., HENDRICKS S. et BORTHWICK H., Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of the long-day plant *Hyoscyamus niger*, *Bot. Gaz.*, 111, 243, 1950.
139. PARKER M., HENDRICKS S., BORTHWICK H. et JENNER C., Photoperiodic responses of plants and animals, *Nature*, 169, 242, 1952.
140. PETIT J., Sur la détermination du sexe chez *Cannabis sativa* L. dans les conditions expérimentales du phytotron de Liège, *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, 11, 464, 1952.
145. PHILIPSON W., Studies in the development of the inflorescence, I. The capitulum of *Bellis perennis* L., *Amer. Journ. of Bot.*, 10, 257, 1946.
146. PHILIPSON W., Some observations on the apical meristems of leafy and flowering shoots, *Journ. Linn. Soc. London*, 53, 187, 1947.
147. RASUMOV V., La signification de la qualité de la lumière dans la réponse photopériodique (en russe), *Troudi po prikladnoi botaniki, gen. i sel.*, 3, 217, 1933.
148. RASUMOV V., Über die Lokalisierung der photoperiodischen Reizwirkung, *Planta*, 23, 384, 1935.
149. RESENDE F., Auxin and antiauxin, the hormones responsible for the change of the vegetative into floral phenotypes, *Bol. Soc. Portug. Cienc. Nat.*, 2a, 174, 1949.
150. RESUHR B., Beiträge zur Lichtkeimung von *Amaranthus caudatus* L. und *Phacelia tanacetifolia*, BENTH., *Planta*, 30, 471, 1939.
151. ROBERTS R., Blossoming and pigment content, *Plant. Phys.*, 23, 379, 1948.

152. ROBERTS R. et STRUCKMEYER B., The effect of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of some of the higher plants, *Jour. Agr. Res.*, 56, 633, 1938.
153. ROBERTS R., in «Plant growth substance», 347; SKOOG F., Ed., Un. Wisc. Press., Madison, 1951.
154. ROUBINE B., ARTSICHOVSKAIA E. et SPIRIDONOVA N., Le rythme journalier de l'activité de l'invertase et sa dépendance vis-à-vis des conditions d'éclairement, (en russe), *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 31, 9, 1941.
155. ROUBINE B., Discours dans «*La situation dans la Science Biologique*», traduction française, 359, Édit. en Langues étrangères, Moscou, 1949.
156. ROUBINE B., Sur le rôle des processus fermentaires dans les rapports des plantes avec le milieu extérieur (en russe), dans : «*Problèmes biochimiques en Biologie Mitchourinienne*», Imprimerie de l'Acad. Sc., Moscou, 1949.
157. ROUX E. et HUSSON C., Pigments des chloroplastes et photosynthèse, *Comptes Rendus Acad. Sc.*, 234, 1573, 1952.
158. SCHERTZ F., Seasonal variation of the chloroplast pigments in several plants of the Mall at Washington D.C., *Plant. Phys.*, 4, 135, 1929.
159. SCHMITZ J., Über Beziehungen zwischen Blütenbildung in verschiedenen Licht-Dunkelkombinationen und Atmungsrythmik bei wechselnden photoperiodischen Bedingungen, *Planta*, 39, 279, 1951.
160. SCHOPFER W., Plants and Vitamins, The Chronica Botanica Co, Waltham, Mass., USA, 1949.
161. SECHET J., Influence de la printanisation sur la teneur en glucides des semences de céréales, *Comptes Rendus Acad. Sc.*, 228, 334, 1949.
162. SEN S. et LEOPOLD A., Tracer studies in the biochemical aspects of flowering, 8^e Congrès de Botanique, Paris, *Rapports et Communications*, Sections 11 et 12, 326, 1954.
163. SEYBOLD A. et EGLE K., Lichtfeld und Blattfarbstoffe, II, *Planta*, 28, 87, 1938.
164. SEYBOLD A., Über die physiologische Bedeutung der Chlorophyllkomponenten a und b, *Bot. Arch.*, 42, 71, 1941.
- 164bis. SHIRLEY H., The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants, *Amer. Journ. Bot.*, 16, 354, 1929.
165. SIRONVAL C., Expériences sur l'isolement et la floraison des plants de *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* DUCH., *Lejeunia*, 12, 29, 1948.
166. SIRONVAL C., Note sur les rapports entre la forme des feuilles et le développement du Fraisier des quatre-saisons à fruits rouges, *Bull. Acad. Roy. Belg. (Classe Sc.)*, 35, 614, 1949.
167. SIRONVAL C., Observations sur la structure et le fonctionnement du méristème en rapport avec le développement chez *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* DUCH., *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 82, 9, 1949.
168. SIRONVAL C., Relation entre la nature de l'insaponifiable et la floraison chez *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* DUCH., *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg. (Classe Sc.)*, 36, 779, 1950.
169. SIRONVAL C., Essai sur la floraison de *Begonia semperflorens* LINK. et OTTO. dans le phytotron, *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, 8-9-10, 523, 1951.
170. SIRONVAL C., Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges, *Mém. Acad. Roy. Belg. (Classe Sc.)*, 26, fasc. 4, 1951.
171. SIRONVAL C., La méthode de l'utilisation de la forme des feuilles comme mesure de l'avancement du développement chez le fraisier des quatre-saisons, *Comptes Rendus de Recherches IRSIA*, 6, 120, 1952.
172. SIRONVAL C., Modification de la forme de la première feuille chez le fraisier, *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 84, 275, 1952.
173. SIRONVAL C. A propos du métabolisme de la chlorophylle dans la feuille (ses rapports avec la floraison), *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 85, 285, 1953.
174. SISSAKIAN I., Sur les caractères de l'activité fermentaire dans les cellules végétales en rapport avec la vernalisation des graines (en russe), *Biochimia*, 2, 1937.
175. SISSAKIAN I. et KOBIAKOVA A., Sur les variations journalières de quelques caractères biochimiques chez les plantes (en russe), *Biochimia*, 5, 1940.
176. SISSAKIAN I. et KOBIAKOVA A., Sur la tendance au changement endogène de l'activité fermentaire dans les cellules végétales vivantes (en russe), *Biochimia*, 6, 1941.
177. SISSAKIAN I. et PHILIPPOVITCH I., Caractère des processus d'échange de substances au cours du développement stadial de l'organisme (en russe), *Journ. Obtchei Biol.*, 3, 1953.
178. SISSAKIAN I., Biochimie de l'échange des substances (en russe), Imprimerie de l'Acad. Sc., Moscou, 1954.
179. SMITH J., Organic compounds of magnesium and phosphorus in relation to chlorophyll formation, *Journ. Amer. Chem. Soc.*, 69, 1492, 1947.
180. SOMERS F., The influence of light, temperature, and some enzyme poisons upon the total organic acid content of leaf tissue of *Kalanchoe blossfeldiana*, *Plant. Phys.*, 26, 1, 1951.

181. STÅFELT M., Periodische Schwankungen in Chlorophyllgehalt wintergrüner Pflanzen, *Planta*, 4, 201, 1927.
182. STOLWIJK J., Photoperiodic and formative effect of various wavelength region in *Cosmos bipinnatus*, *Spinacia oleracea*, *Sinapis alba* and *Pisum sativum*, *Proceed. Kon. Neder. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 55, 489, 1952.
- 182bis. STROTT A., Der Einfluss der Umweltbedingungen auf die Ausbildung der Chloroplastenfarbstoffe, *Jahrb. Wiss. Bot.*, 86, 1, 1938.
183. TARANEZ A., Absorption de la lumière par la chlorophylle et rétention d'eau par les tissus en rapport avec la réaction photopériodique des plantes, *Ann. Sc. Nat. (Bot.)*, 11^e série, 110, 21, 1950.
184. TAVADZE P., La dynamique de l'accumulation des pigments dans les feuilles de vigne suivant les phases du développement annuel, *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 85, 1935, 1952.
185. TOURNOIS J., Anomalies florales du houblon japonais et du chanvre déterminées par les semis hâtifs, *Comptes Rendus Acad. Sc.*, 153, 1017, 1911.
186. TOURNOIS J., Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre, *Comptes Rendus Acad. Sc.*, 155, 297, 1912.
187. TOURNOIS J., Études sur la sexualité du houblon, *Ann. Sc. Nat. (Bot.)*, 9^e série, 19, 49, 1914.
188. TOURCHINE F., GOUUMINSKAIA M. et PLICHEVSKAIA E., Sur la vitesse de renouvellement des protéines et de la chlorophylle chez les plantes supérieures (en russe), *Izvestia Akad. Nauk SSSR, (série biologique)*, 6, 66, 1953.
189. TROUPIN G., Action de la lumière et de la température sur la croissance et la sexualité des mâles et des femelles de *Mercurialis annua* L., *Growth*, 10, 343, 1946.
190. VAN DE SANDE-BAKHUYZEN H., Flowering and flowering hormone (one single scheme for both long-day and short-day plants), *Proceed. Kon. Neder. Akad. Wetensch., Amsterdam*, 54, 603, 1951 et 56, 164, 1953.
191. VAN WISSELINGH C., Über die Nachweisung und das Vorkommen von Carotinoiden in der Pflanze, *Flora*, 107, 371, 1915.
192. VIRGIN H., The conversion of protochlorophyll to chlorophyll a in continuous and intermittent light, *Phys. Plant.*, 8, 389, 1955.
193. VON DENFFER D., Blühormon oder Blühhemmung. Neue Gesichtspunkte zur Physiologie der Blütenbildung *Naturwiss.*, 37, 296 et 317, 1950.
194. WARDLAW C., Phylogeny and Morphogenesis, Mac Millan Co, London, 1952.
195. WAREING P. et CARR D., Some recent experiments bearing on theories of photoperiodism, *Proceed. Linn. Soc. London*, 164, 52, 1951.
196. WAREING P., A new photoperiodic phenomenon in short day-plants, *Nature*, 171, 614, 1953.
197. WAREING P., Experiments on the « light-break » effect in short-day plants, *Phys. Plant.*, 7, 157, 1954.
198. WELLENSIEK S., Photoperiodism and temperature in *Perilla*, *Proceed. Kon. Neder. Akad. Wetenschap., Amsterdam*, 55, 701, 1952.
199. WELLENSIEK S., Rejuvenation of woody plants by formation of sphaeroblasts, *Proceed. Kon. Neder. Akad. Wetensch., Amsterdam*, 55, 567, 1952.
200. WELLENSIEK S., DOORENBOS J. et DE ZEEUW D., The mechanism of photoperiodism, 8^e Congrès Bot., Paris, *Rapports et Communications, sections 11 et 12*, 307, 1954.
201. WENDEL K., Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes bei Pflanzen ebener Standorte, *Zeitschr. für gesamte Naturwiss.*, 6, 327, 1940.
202. WENT F., Thermoperiodicity, dans : *Vernalisation and Photoperiodism*, The Chronica Botanica Co, Waltham, Mass., USA, 145, 1948.
203. WILLSTÄTTER R. et STOLL A., Untersuchungen über Chlorophyll, Berlin, 1913.
204. WILLSTÄTTER R. et STOLL A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure, Berlin, 1918.
205. WITHROW R. et BENEDICT H., Photoperiodic responses of certain greenhouse annuals as influenced by intensity and wave length of artificial light used to lengthen the day light period., *Plant Phys.*, 11, 225, 1936.
206. WOLFF J., Beitrag zur Kenntniss des Säurestoffwechsels sukkulenter Crassulaceen, *Planta*, 15, 572, 1931.
207. YOSHIKAWA G. et collaborateurs, Plant nutrition and analysis of additional dressing. III. Fluctuation of chlorophyll content in leaves of rice plants at different stages of development and the influence of dressing on it., *Sci. Reports Shiga Agr. Coll.*, 2, 16, 1952.
208. ZACHAROWA T., Über den Gasstoffwechsel der Nadelholzpflanzen im Winter, *Planta*, 8, 68, 1929.
209. ZELLER A., Untersuchungen über Chlorophyllgehalt, Trockengewicht, und Aschengehalt in Abhängigkeit von Seehöhe und Jahreszeit, *Beih. Bot. Zentralblatt*, 54, 19, 1935.
210. ZIERACKS H., Über Blüteninduktion durch Keim- und Primärblättern, *Biol. Zentralblatt*, 71, 210, 1952.

LES GIBBÉRELLINES, FACTEURS AUXINIQUES CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES

par M. BOUILLENNE-WALRAND

Institut de Botanique, Laboratoire de Physiologie végétale, Liège

RÉSUMÉ

L'identification de l'acide gibbérellique (GA_3) comme constituant des systèmes biochimiques naturels chez les végétaux supérieurs soulève le problème important des rapports fonctionnels entre acide β indol-acétique (A. I. A.) et gibbérellines, en tant que facteurs de croissance cellulaire. Ces rapports peuvent être étudiés par l'intermédiaire de l'hydrazide maléique (H. M.), anti-auxine, inhibiteur des actions physiologiques de l'A. I. A.

L'acide gibbérellique lève partiellement ou totalement l'inhibition de croissance imposée à *Zea Mais* par l'H. M.

L'acide gibbérellique et l'H. M., administrés *seuls* ou en combinaison (H. M. + GA_3), augmentent nettement le taux d'A. I. A. endogène chez les feuilles de *Zea Mais*.

Par contre, l'A. I. A. administré de l'extérieur n'a pas d'action sur le taux de l'A. I. A. (libre ou lié) des feuilles de *Zea Mais*.

L'isolement et la cristallisation de 2 mgr de gibbérelline A_3 (Mac Millan et Sutter, 1958)⁽¹⁾ à partir de graines très jeunes de *Phaseolus multiflorus* marque une étape importante dans les recherches entreprises depuis quelque 25 ans sur la cinétique de la croissance et de la morphogenèse chez les végétaux supérieurs. Le travail des chercheurs anglais enlève à l'acide β indol-acétique (A. I. A.) ou hétéroauxine le monopole du contrôle de l'allongement cellulaire, puisqu'il prouve de manière irréfutable que la plante possède plus d'un système endogène du contrôle de la croissance; mais il permettra d'élucider des phénomènes et des résultats restés obscurs jusqu'à présent. L'impossibilité pratique de retrouver et d'identifier les deux auxines *a* et *b* (qui furent en réalité les deux premiers facteurs d'élongation cellulaire mis en évidence en 1933

par KÖGL et son école) avait incité les chercheurs à parler des phénomènes d'élongation et de croissance uniquement en fonction de l'A. I. A. Cependant des rapports d'expériences publiés antérieurement avaient montré que certaines actions de croissance chez les végétaux supérieurs (tiges, racines, coléoptiles) étaient dûs vraisemblablement à des systèmes biochimiques non indoliques.

On se rappellera à ce sujet les expériences de WENT (1939) sur la croissance de *Pisum* (caulocaline).

Plus tard, J. W. MITCHELL et ses collaborateurs (1951) ont décrit des substances à pouvoir auxinique, non assimilables chimiquement à l'A. I. A., extraites de plantes supérieures (embryons de Haricots, 8 jours après la fertilisation).

WEST et PHINNEY (1956) ont obtenu à partir de plantes diverses des extraits éthers très actifs sur la croissance de mutants nains de Maïs, (ce que l'A. I. A. ne réalise pas).

BRITTON S. et collab. (1955), travaillant sur racines excisées de Tomates et confirmant les données de STREET (1955), suggèrent la présence d'un système de croissance non indolique capable d'opérer dans les cultures in vitro.

RADLEY (1956) a montré que les extraits de jeunes graines de Haricot et de très jeunes pousses de Pois, révèlent, à la chromatographie sur papier, un corps à Rf semblable à celui des gibbérellines.

De même HOUSLEY et collab. (1956), ont mis en évidence sur Maïs, des substances de croissance de type hormonal et de structure non indolique.

Il appartenait à Mac MILLAN et son équipe d'apporter en 1958, la preuve définitive, sous forme de produit cristallisé et identifiable, de l'existence des gibbérellines comme produits normaux du métabolisme végétal. Le produit isolé est l'acide gibbérellique (gibbérelline A₃).

Le procédé d'extraction utilisé par l'équipe anglaise pour obtenir la gibbérelline A₃ a consisté dans le traitement de 87 kg. de graines très jeunes de *Phaseolus* par 80 l. d'éthanol à 70 %. L'extrait filtré donne par évaporations fractionnées successives :

1. — 37,5 gr d'une substance neutre inactive,
2. — 8 gr d'acide fumarique,
3. — 14 gr d'une gomme acide active comme facteur de croissance.

Cette fraction acide adsorbée sur colonne de charbon et célite (1-2) est éluee avec de l'eau contenant des quantités croissantes d'acétone. De la portion éluee par l'acétone à 45 %, on a retiré 14 mgr d'un produit cristallin qui, recristallisé dans l'éthylacétate, a donné 2 mgr de gibbérelline A₃ identifiée au spectre infra-rouge (Pt Fus. 256-260°).

HISTORIQUE SOMMAIRE DE LA DÉCOUVERTE DES COMPLEXES GIBBÉRELIIQUES (*)

En 1828, un fermier japonais décrit une maladie du riz : *bakanae* (ce qui veut dire fou). Les jeunes plantes de riz atteintes de *bakanae* manifestent une croissance démesurée, les entrenœuds sont plus longs, les feuilles plus longues et plus minces que normalement. L'enracinement et le tallage sont réduits. La plante prend un aspect étioilé et chlorotique. La floraison est avancée mais la fructification est médiocre. Dans les cas graves, elle est nulle; la plante meurt après avoir présenté dans certains cas des déformations foliaires caractéristiques et des phénomènes de néoformations anormales, comme des racines adventives aux nœuds.

L'identification du parasite, agent du *bakanae*, est due à HORI (1898-1910) : *Fusarium heterosporum* identifié ensuite comme *Gibberella moniliforma*. Winell, décrit antérieurement. ITO suggéra le nom de *Gibberella fujikuroi*; WOLLENWEBER dans sa révision des *Fusarium* le classe comme *G. fujikuroi* Saw - Wt, forme parfaite de *Fusarium moniliforme* Sheld.

L'activité du parasite, créant une croissance anarchique du riz se produit particulièrement à la chaleur (27-28°), c'est pourquoi la maladie est peu visible en Italie et dans le Midi de la France.

KUROSAWA (1926) a montré le premier que les milieux de culture de *Gibberella fujikuroi*, débarrassés du parasite étaient capables de reproduire les symptômes de la maladie et que l'ébullition ne détruisait pas l'activité de ces filtrats.

(*) Tiré de : The History and Physiological action of the Gibberellins par BRUCE B., STOWE et TOSHIO YAMAKI, 1957.

Les recherches chimiques, localisées d'abord au Japon, montrèrent que ce complexe actif, résistant à la chaleur (on peut même l'autoclaver), n'était pas volatil, était dialysable, absorbable sur charbon animal, soluble dans l'alcool, l'acétone, l'éther sulfurique, l'eau, le chloroforme, qui l'éluèrent des colonnes de charbon et restituaient un complexe produisant la maladie.

En 1938, YABUTA et SIMIKI obtinrent deux corps cristallisés, gibbérellines A et B, interconvertibles sous l'influence de la chaleur (70°) et en milieu acide. L'ébullition prolongée en milieu acide aboutit à la formation d'un corps inactif : l'acide gibbérique. En 1941, le squelette moléculaire des gibbérellines fut déterminé comme étant un dérivé du fluorène.

Les chercheurs japonais établirent également les conditions optimum de culture, pour le maximum de rendement en substance active : milieu de Knop contenant 0,2 à 0,5 % de glucose (ou 1,5 % de glycérine) et certains micro-éléments (Bo, Zn, Mn, Fe, Cu, MoO₄, Mg, S).

Les vitamines ne paraissent pas nécessaires; cependant un extrait d'embryon de riz améliore la croissance et le rendement en complexe actif.

L'aération du milieu de culture est favorable au rendement en complexe actif (20-40 mgr/litre en milieu tranquille, 200 mgr/litre en milieu aéré après 18-30 jours).

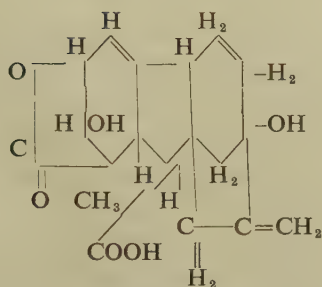
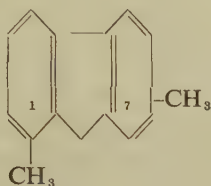
La croissance du mycelium cesse lorsqu'il n'y a plus d'azote dans le milieu (ce qui indique que le complexe gibbérelline est un produit du métabolisme normal de l'organisme).

Le premier travail américain sur les gibbérellines est de 1950 (MITCHELL J. E. et ANGEL). Il montre que ces complexes causent un accroissement considérable des plants de Haricots. Ensuite des chimistes anglais BRIAN et collab. (1955), des chimistes américains dirigés par STODOLA (1955) entreprennent l'extraction et la cristallisation des constituants du complexe gibbérelline. Un premier brevet fut pris en 1955 par l'Imperial Chemical Industry Ltd.

Les travaux des divers chercheurs ont abouti à la présentation de substances cristallines, dont l'acide gibbérellique, très voisin de la gibbérelline A. de YABUTA et SUMIKI.

Par dégradation de l'acide gibbérellique on a obtenu le gibbérène ou 1-7 méthyl fluorène, ce qui a permis de proposer pour l'acide gibbérellique la formule suivante : structure cyclique

hydroxylactonique non saturée. Cette structure théorique permet d'expliquer que l'acide gibbérellique perd facilement CO_2 dans les acides chauds et donne un produit à structure benzénique : l'acide allogibbérique inactif.



1-7 méthyl-fluorène
Acide gibbérellique (G. A₃) $\text{C}_{19}\text{H}_{22}\text{O}_6$

PHINNEY et al. (1957) utilisent un test de fluorescence pour identifier l'acide gibbérellique sur chromatogramme : le papier est trempé dans l'acide sulfurique concentré et exposé aux rayons U. V. : une fluorescence bleue caractéristique permet d'identifier 0.1 μ gr de ce composé, étalé sur 1 cm de diam.

Une douzaine de dérivés gibbérelliques d'activité variable sont connus actuellement (notamment des produits d'hydrogénation des gibbérellines). Les quatre principaux corps actifs sont :

	Form.	Point	α D.	Activité
Gibbérelline A ₁	$\text{C}_{19}\text{H}_{24}\text{O}_6$	232-235	+ 42,3	forte
Gibbérelline A ₃ ou ac. gibbérellique	$\text{C}_{19}\text{H}_{22}\text{O}_6$	233-235	+ 86	forte
Gibbérelline B	$\text{C}_{19}\text{H}_{22}\text{O}_3$	197-199	— 82,3	moyenne
Gibbérelline C	$\text{C}_{19}\text{H}_{24}\text{O}_6$	252-254	+ 49,9	moyenne

I. — *Elongation cellulaire* :

La manifestation la plus évidente de l'action gibbérellique est une activation considérable de l'allongement cellulaire localisée aux point végétatifs (cellules jeunes).

La plupart des résultats concordent : il n'y a pas augmentation du nombre de nœuds de la plante soumise au traitement gibbérellique mais, dans certains cas, l'accroissement cellulaire est tel que l'allure de la plante change : une plante courte devient une liane (BARTON, 1956).

L'activité gibbérellique sur l'allongement est beaucoup plus considérable que celle de l'A. I. A. et présente des différences spécifiques notamment en ce qui concerne certains *mutants nains* de Maïs, (PHINNEY 1956), de Pois nains, (BRIAN et HEMMING, 1955). On obtient jusqu'à 500 fois la croissance normale par application de 0,01 μ gr par plante.

On est arrivé ainsi à considérer que des produits de nature gibbérellique contrôlent d'une manière directe certains phénomènes de croissance pour lesquels l'A. I. A. est insuffisant. La question, non encore élucidée, est de savoir quels rapports biochimiques et physiologiques existent normalement entre la gibbérelline et l'auxine: BRIAN et HEMMING (1957) ont émis l'idée que la gibbérelline exige la présence d'auxine pour manifester son activité. On peut aussi imaginer qu'il s'agit de systèmes endogènes biochimiquement et physiologiquement distincts.

MORGAN et MEES (1957) ont montré que le traitement gibbérellique stimule considérablement la croissance de graminées à foin, mais ensuite la diminue si bien que le rendement total final de deux récoltes successives est approximativement le même (en poids sec et protéine) sur des espèces traitées ou non à la gibbérelline. Le seul gain évident est celui du temps.

2. — *Division cellulaire* :

L'action des gibbérellines sur les mitoses ne paraît pas aussi évidente que celle de l'A. I. A. et de ses succédanées synthétiques (2-4 D, A. N. A., 2-4-5 T, etc...). On n'enregistre généralement pas, avec la gibbérelline, la formation de cals, de renflements, de

différenciations organogéniques aux endroits d'application de fortes concentrations (*).

Cependant, il faut bien admettre dans certains cas d'allongement dû aux gibbérellines qu'un phénomène de division accompagne ou précède l'élongation : LONA (1956) a montré qu'un simple accroissement en longueur des cellules ne rendait pas compte, à lui seul, de l'allongement total de bourgeons traités à la gibbérelline. KATO (1955) a observé une inhibition des mitoses chez *Allium*, uniquement aux fortes concentrations (100 mgr/litre). Il a constaté que les anomalies cytologiques n'étaient pas les mêmes que celles causées par les auxines.

De même, l'application de gibbérelline provoque la néoformation de racines à des entre-nœuds (par exemple) chez certaines plantes ce qui implique évidemment une première action mitotique.

Les résultats ne sont pas encore assez nombreux pour donner une idée nette des phénomènes mitotiques en rapport avec l'action gibbérellique.

Il ne semble pas y avoir d'augmentation du nombre de feuilles chez la plupart des plantes traitées.

On a surtout expérimenté sur le thé, le tabac, dans un but pratique. Si, d'une manière générale, on enregistre une augmentation de la surface foliaire, d'autre part, on ne trouve que quelques cas où il y a eu augmentation du nombre de feuilles, notamment chez le tabac (YABUTA, 1941).

3. — *Floraison* :

Divers résultats indiquent que la gibbérelline a une action positive sur la floraison de plantes de jours longs cultivées en jours courts (LANG, 1957) et une action inhibitrice sur la floraison des plantes de jours courts cultivées en jours courts (HARDER, 1957) ou en jours longs (LONA, 1956).

En ce qui concerne le remplacement de la vernalisation (traitement par le froid) par la gibbérelline, les résultats sont peu homogènes. LANG (1956), pour une variété biennale de *Hyoscyamus niger*, a obtenu l'élongation puis la floraison; de même avec une

(*) Il est d'ailleurs douteux que l'A. I. A., normalement présent en faible quantité dans les méristèmes et tissus méristématiques soit le seul facteur de division mitotique.

variété de Carotte. Mais, pour d'autres variétés d'*Hyoscyamus*, comme aussi pour le Persil et le Radis, seule l'élongation de la tige s'est produite et il n'y a pas eu de floraison. Sur une plante de jours courts, *Xanthium saccharatum*, l'application de gibbérelline amène une élongation considérable de la tige mais pas de floraison.

Ces résultats nous paraissent montrer que l'élongation de la tige (due au froid ou aux jours longs) et l'induction de la floraison sont deux phénomènes différents physiologiquement.

Si l'on accepte la théorie *hormonale* de l'induction de floraison, on pourrait proposer que la photopériode, c'est-à-dire la lumière, permet la formation de corps analogues à la gibbérelline et que ceux-ci contrôlent à la fois l'allongement de la tige et la synthèse du « Florigène » : dans les plantes de jours longs, une haute teneur en gibbérelline (par application) permet l'allongement de la tige et la formation du florigène; dans les plantes de jours courts une haute teneur en gibbérelline permet l'allongement de la tige et inhibe la formation du florigène.

L'existence de complexes gibbérelliques dans les graines et plantules de Pois (RADLEY, 1956), dans les jeunes inflorescences de *Brassica napus* (LONA, 1957) rend assez plausible cette hypothèse de travail.

SIRONVAL (1957) a montré le rôle important joué par la concentration et la métabolisme des chlorophylles dans la synthèse du florigène. La floraison se produit pour les plantes de jours longs ou pour les plantes de jours courts, toujours pour une certaine teneur en chlorophylle des feuilles et un rapport $\frac{\text{chlor. A}}{\text{chlor. B}}$ déterminé.

D'autre part, l'influence de la gibbérelline sur les synthèses de la chlorophylle paraît démontré. Selon les concentrations utilisées, on enregistre une diminution du nombre de chloroplastes, une diminution du pourcentage de chlorophylle (YABUTA et al., 1951) dans les tissus. Il convient cependant de bien distinguer l'influence de la gibbérelline sur la *synthèse* de la chlorophylle dans des plastes nouvellement constitués et son action sur la chlorophylle existante dans les tissus au moment du traitement.

D'autres phénomènes vitaux ont aussi été étudiés en rapport avec des traitements gibbérelliques : formation de tubercules, épinastie, tallage des céréales, métabolisme glucidique, respiration, germination, etc... Dans le cas de ce dernier phénomène, LONA

(1956) a fait une expérience fort intéressante : une variété de laitue germe bien en lumière rouge; la lumière infra-rouge appliquée ensuite arrête la germination. La gibbérelline comme la lumière rouge active la germination, mais l'infra-rouge n'a pas ici d'action inhibitrice, ce qui indique une action physiologique indépendante sur le même phénomène de germination.

Cette indifférence vis-à-vis de la lumière, montrée par la gibbérelline, s'explique d'ailleurs : les complexes gibbérelliques n'absorbent rien dans la lumière visible.

Signalons aussi que très récemment THURBER (1958) a montré que le traitement de *Phaseolus vulgaris* nains par le gibbérellate K^o entraînait une diminution considérable de la nodulisation des racines, en même temps qu'une activation de la croissance des tiges principales et latérales.

TABLEAU I

Processus physiologiques contrôlés par A. I. A. et gibbérelline

Action sur :	Acide β indol-acétique	Gibbérelline
Elongation cellulaire	+	+
Inhibition de croissance des bourgeons latéraux	+	— allongement
Mitoses	+	0
Croissance mutants génétiques nains	0	+
Nombre d'entre-nœuds	+	0
Nombre de feuilles	+	0
Système racinaire	+	— diminue
Epinastie	+	0
Parthénocarpie	+	+
Lumière	sensible	insensible
Test Avena (courbure)	+	0
Test Avena (croissance verticale)	+	+

Les résultats obtenus jusqu'à présent montrent des différences notoires dans le fonctionnement de la gibbérelline et de l'acide β indol-acétique; (tableau I) mais il est encore trop tôt pour établir des conclusions sur leur rôle respectif chez les végétaux. Nous ne savons pas s'il existe une relation fonctionnelle entre les deux

corps, autrement dit, si l'activité de l'un est liée à la présence de l'autre ou en est indépendante. Certains auteurs ont tenté de résoudre cette question par l'utilisation de l'hydrazide maléique (H. M.). On sait que l'hydrazide maléique est un inhibiteur spécifique de l'A. I. A. dans les phénomènes d'élongation cellulaire. Il est donc intéressant d'étudier les rapports entre hydrazide maléique et gibbérelline. Pourra-t-on considérer l'hydrazide maléique comme une anti-gibbérelline ? Les résultats obtenus jusqu'à présent sont contradictoires. BUKOVAC et Coll. (1956) considèrent que la gibbérelline peut annuler entièrement l'inhibition de croissance due à H. M.; tandis que BRIAN et coll. (1957) concluent que l'hydrazide maléique réduit ou empêche la réponse à la gibbérelline.

* * *

Dans le compte-rendu expérimental qui va suivre, nous avons tenté de résoudre certains rapports entre gibbérelline et A. I. A., entre gibbérelline et H. M., en ce qui concerne la croissance du Maïs.

Nos premiers résultats indiquent que dans l'un comme dans l'autre cas, l'action de l'acide gibbérellique est prépondérante, lève l'inhibition de croissance due à H. M. (pour autant que la concentration de ce dernier ne tue pas la plante) et est vis-à-vis de l'A. I. A. biochimiquement dominant.

Nous examinerons les données biométriques suivantes : hauteur totale des plantes — nombre et largeur de la plus grande feuille et longueur des entre-ligules — poids frais et sec des parties aériennes et souterraines — teneurs en A. I. A. libre et combiné.

1. — *Expérience préliminaire :*

Une première expérience a été faite pour vérifier l'action de l'acide gibbérellique sur le Maïs.

Des plantules de Maïs, âgées de 30 jours (2 feuilles) venues en serre ordinaire froide sont vaporisées deux fois, à raison de 15 à 20 plantes par bac, au moyen de 50 cc. de solution à 0,01 % d'acide gibbérellique (*) à 8 jours d'intervalle. Comparativement,

(*) Fourni gracieusement par la firme ABBOT de Chicago (U. S. A.) sous forme d'acide gibbérellique (GA₃).

un lot de plantes de Maïs du même âge est traité par de l'hydrazide maléique à 0,2 %, qui doit inhiber la croissance. Le témoin est traité par de l'eau.

Un mois après le premier traitement, on effectue quelques mesures biométriques (Tableau II).

La hauteur totale est évidemment la résultante des longueurs des entre-ligules et de la feuille qui atteint la plus grande hauteur et qui est ici la deuxième à partir de la base.

TABLEAU II

Expérience I — préliminaire

Semis du 22.11.57
 Traité les 24.12.57 et 31.12.57
 Mesures du 27.1.58 (plantes de 65 jours)

	Traitées, ac. gibbérellique	Témoin	Traitées hydrazide Maléique
Hauteur totale en cm	35 à 50 44	30 à 44 35	14 à 19 16
Nombre de feuilles	5 à 7	5 à 6	3 à 4
Plus grande lon- gueur de feuilles en cm	31 à 44 38	25 à 32 27	11 à 16 14
Largeur de la plus grande feuille en m/m	10 à 18 12,5	9 à 16 11,6	9 à 13 11
Longueur du 1 ^{er} entre-ligules en m/m	40	30	15
Couleur des feuilles	<i>feuilles jeunes</i> vert pâle dans la partie basale	<i>vert</i>	bords et nervures centrales violacés, dernière feuille rouge violet, chez certai- nes plantes traitées à l'H. M. le 2 ^{me} entre-ligules ne s'est pas allongé.

Nous appelons entre-ligules la partie de la gaine d'une feuille qui la sépare de la feuille inférieure.

Dans les Maïs jeune, les entre-nœuds restent groupés au ras du sol et les gaines foliaires imbriquées forment un semblant de tige jusqu'au moment où la tige réelle, portant à son sommet l'épi terminal mâle, subit un allongement rapide au moment de la floraison.

De cette expérience préliminaire, il ressort que l'acide gibbérellique est accélérateur des phénomènes de croissance (allongement) des feuilles de Maïs et que l'hydrazide maléique les retarde considérablement.

Cette expérience a été faite dans une serre ordinaire. L'expérience suivante est exécutée dans des conditions climatiques précises : serre du Phytotron — température 20° constants, humidité 80 % constant. La lumière est celle des jours ordinaires de l'année. Semis le 10 janvier 1958.

Les plantes sont traitées le 24-25-26-27 janvier (100 cc de solution en tout). Au départ, elles sont âgées de 14 jours, ont une hauteur moyenne de 15 cm. La 3^{me} feuille est apparue au sommet de la plante.

Chaque bac contient 15 à 16 plantes, qui sont traitées par les solutions suivantes :

- 1) eau
- 2) acide gibbérellique 0,01 %
- 3) hydrazide maléique 0,2 % (H. M.)
- 4) acide β indol-acétique 0,02 % (A. I. A.) (*)
- 5) acide gibbérellique + H. M.
- 6) acide gibbérellique + A. I. A.

Les plantes sont récoltées le 5-2-58.

On a effectué les mêmes mesures que dans la précédente expérience. On a en outre évalué l'A. I. A. libre et lié en suivant la technique d'extraction et de purification de BRONCHART (1956-57). Le dosage biologique est fait selon la méthode de SKOOG.

Pour la mesure de l'A. I. A., on a prélevé les deux dernières feuilles apparues près du bourgeon terminal, dont l'une est donc encore presque embryonnaire et l'autre jeune. Les résultats des mensurations et analyses figurent au Tableau III.

(*) Un accident technique nous a empêché de récolter, pour cette série, des résultats valables.

DISCUSSION DES RÉSULTATS DU TABLEAU III :

La hauteur totale est mesurée à partir du sol jusqu'à l'extrémité de la 3^{me} feuille qui atteint dans cet essai la plus grande longueur. La 3^{me} feuille au moment du 1^{er} traitement était jeune et en pleine croissance. La hauteur totale est donc formée par la longueur des entre ligules et celle de la 3^{me} feuille. Si nous ajoutons les longueurs des entre-ligules à cette dernière valeur pour les différentes séries, on a, en effet, des chiffres fort concordants.

L'expérience sur le Maïs confirme que l'acide gibbérellique active considérablement l'allongement des jeunes feuilles sans toucher au nombre de celles-ci.

Ce sont les organes jeunes, 3^{me} feuille, et sa gaine (ou 2^{me} entre-ligules), qui sont particulièrement activés. De même aussi la gaine de la 4^{me} feuille (3^{me} entre-ligules).

L'acide gibbérellique a levé l'inhibition de croissance de la 3^{me} feuille et de sa gaine, provoquée par H. M. mais il n'a induit aucune croissance de la gaine de la 4^{me} feuille, croissance freinée par H. M. On a donc ici deux résultats opposés :

- 1) levée totale de l'inhibition de croissance de la 3^{me} gaine foliaire,
- 2) pas de levée d'inhibition de croissance de la 4^{me} gaine foliaire.

Dans ce dernier cas, on peut penser que l'H. M. a freiné les mitoses de la base de la gaine et l'acide gibbérellique n'a pas agi; il ne lève pas l'inhibition *mitotique* imposée par l'H. M.

Cette levée d'inhibition peut donc être nulle, partielle ou totale. Cela dépend, croyons-nous de diverses conditions expérimentales, notamment des concentrations et des moments d'application de H. M. et ac. gibbérellique.

L'H. M. produit son action assez lentement, 11 ou 15 jours après son application (selon BRIAN). L'ac. gibbérellique agit très rapidement, c'est pourquoi ces auteurs traitent par H. M. quatre jours avant de traiter par l'ac. gibbérellique. Dans ces conditions, ils constatent que l'ac. gibbérellique lève l'inhibition de croissance due à H. M. (concentrations de 0,11 à 3 gr %), d'une manière inversement proportionnelle à la concentration d'H. M. appliqué (à des Pois nains, variété Météor).

EXPÉRIENCE II

Semis du 10.1.58 — Phytotron 20° constant — Plantes traitées les 24, 25, 26, 27 janvier — Mesures du 5.2.58
(plantes âgées de 24 jours)

TABLEAU III

Séries traitées	Témoin	Ac. gibb.	H. Mal.	H. M. + ac. gibb.	A. I. A. + ac. gibb.
Hauteur totale en m/m	319 (300 à 352)	439 (405 à 470)	257 (207 à 290)	358 (323 à 385)	392 (340 à 440)
Nombre de feuilles	4 4 à 5	4	4 3 à 4	4	4
Plus grande longueur de feuille (3 ^{me}) en m/m	221 (157 à 250)	300 (227 à 322)	208 (138 à 250)	232 (151 à 270)	244 (162 à 282)
Plus grande largeur de feuille en m/m	13 13 à 18	13 8 à 16	14 11 à 17	12 11 à 17	13 9 à 17
Nombre d'entre-ligules	2.7 2 à 3	2.5 2 à 3	2	2	2.5 2 à 3
Longueur des entre-ligules 1 ^e) en m/m	40 37 à 50	50 43 à 60	43 38 à 50	48 42 à 56	46 38 à 52
2 ^e)	30	72	28	70	58
3 ^e)	23 à 40	55 à 82	17 à 33	53 à 82	53 à 64
	10 (10 pl. sur 6)	35 (9 pl. sur 16)	—	—	34 (8 pl. sur 16)

TABLEAU III (suite)

Séries traitées	Témoïn	Ac. gibb.	H. Mal.	H. M. + ac. gibb.	A. I. A. + ac. gibb.
Longueur des racines en m/m	141 (75 à 150)	126 (90 à 180)	124 (85 à 180)	100 (85 à 141)	140 (120 à 210)
Poids frais. en gr.					
Tiges-feuilles 15 plantes	28,52	44,30	21,25	34,25	36,20
Poids frais des Racines 15 plantes	11,25	10,85	11,85	12,45	12,80
Total	39,77	55,15	33,10	46,70	49,00
Poids secs. Tiges + feuilles	1,7	2,45	1,68	2,2	2,01
Poids secs. Racines	1,04	0,9	1,08	1,25	1,39
Total :	2,74	3,35	2,76	3,45	3,40
Rapport : $\frac{P. Sec.}{P. Frais} \times 100$	6,9	6	8,3	7,1	6,9
A. I. A. libre	8,6	24,5	16,2	21,4	24,3
A. I. A. lié exprimé en γ/kg de poids frais	9,3 9,8	—	29	10,7 et 8,5	14,5
Total :	18,4		45,2	32,1	38,8

Par exemple sur ces Pois, l'augmentation de croissance est de :

Témoin 65 m/m (en 11 jours)

Traités par 0.33 % d'H. M. 47 m/m réduction de 18 m/m soit
30 % environ

Traités par 1 μ gr G. A. 194 m/m

Traités par

1 μ gr G. A. + 0.33 % H. M. 64 m/m réduction de 130 m/m soit
67 % environ.

d'où ils concluent que dans tous les cas H. M. réduit la vitesse de croissance des plantes traitées à l'ac. gibbérellique plus considérablement que celle des plantes non traitées.

BUKOVAC et WITTWER (1956) ont appliqué comme nous, simultanément H. M. et ac. gibbérellique à des Haricots (Blue Lake pole beans) et sur des résultats assez analogues à ceux de BRIAN (et aux nôtres sur Maïs) concluent que G. A. lève même totalement l'inhibition de croissance due à H. M. Nous pensons qu'il faut ici aussi distinguer inhibition d'allongement et inhibition mitotique. Pour que les cellules jeunes s'allongent, il faut qu'elles existent (comme dans la 3^{me} feuille). Lorsque les divisions n'ont pas encore eu lieu et qu'elles sont freinées par H. M., il n'y a pas de croissance. Ceci est évidemment à vérifier par des études anatomiques.

L'A. I. A. ajouté en concentration cependant élevée (20 mgr %), en même temps que l'acide gibbérellique ne semble pas avoir eu d'action particulièrement marquée sur le comportement des plantes, les chiffres de croissance ne permettent pas de conclure à une action antagoniste ou activante de celle de l'acide gibbérellique, sauf toutefois en ce qui concerne la croissance des racines : les plantes traitées à l'A. I. A. + ac. gibbérellique ont un système racinaire nettement plus développé que les plantes traitées à l'ac. gibbérellique seul. L'action rhizogène de l'A. I. A. n'a pas été freinée par l'acide gibbérellique.

Nos résultats expérimentaux montrent qu'en ce qui concerne la croissance des parties jeunes des feuilles, l'action de l'acide gibbérellique est prépondérante; elle lève l'inhibition de croissance due à l'H. M. (pour autant que la concentration de ce dernier ne tue pas la plante) et semble indifférente à l'A. I. A.

Le dosage de l'A. I. A. libre et lié existant dans les plantes traitées par les différents produits fournit des résultats intéressants.

Dans les Maïs témoins, l'A. I. A. libre est en teneur basse. La période de croissance considérable qu'ils subissent a exigé une grande partie des auxines synthétisées ou libérées dans les organes en voie d'allongement. (*)

Dans les plantes traitées à l'hydrazide maléique (qui sont restées plus courtes) les teneurs en A. I. A. sont plus considérables que chez les témoins et notamment en A. I. A. lié (environ trois fois la teneur normale). La teneur en A. I. A. libre est environ deux fois celle des témoins. Son intégration dans le métabolisme est donc bloquée par H. M.

Ces résultats rejoignent ceux de AUDUS (1957) qui a dosé l'A. I. A. dans des racines de Pois traitées par H. M. : le taux d'A. I. A. y est nettement augmenté.

Remarquons que ce n'est pas cette augmentation du taux d'A. I. A. qui peut expliquer l'inhibition de croissance provoquée par H. M. les plantes traitées par H. M. + ac. gibbérellique ou par l'acide gibbérellique seul ont aussi un taux d'A. I. A. libre très élevé.

Nous avons vérifié dans d'autres expériences cette augmentation de teneur en A. I. A.

Les plantes traitées à l'acide gibbérellique seul ou additionné d'H. M. ou d'A. I. A. possèdent toutes plus d'A. I. A. que les plantes témoins.

Il est remarquable que l'A. I. A. ajouté en même temps que l'acide gibbérellique n'ait pas eu de répercussion sur les teneurs en A. I. A. endogène.

Dans une autre expérience nous avons traité par de l'A. I. A. seul des plantes de Maïs; les teneurs en A. I. A. des feuilles traitées n'ont guère varié par rapport aux témoins :

A. I. A. libre témoin 10 , traité 7,95
A. I. A. lié témoin 5,7, traité 7,9 en γ par kg frais.

C'est donc bien à l'acide gibbérellique qu'il faut attribuer l'augmentation du taux en A. I. A. endogène⁽¹⁾. Quelles con-

(*) Les dosages d'auxines ont été effectués par Melle GILSON, Assistante et Mme El TANNIR-LOMBA, Technicienne.

⁽¹⁾ Nos résultats sont en accord, sur ce point, avec l'hypothèse émise par HAYAKI et al. en 1953. Ces auteurs pensent que la synergie AIA-gibbérelline (que nous n'avons pas du reste constatée dans nos expériences) est due à ce quela gibbérelline accélère la formation d'AIA aux dépens du tryptophane et que son action se fait par l'intermédiaire de la synthèse auxinique.

clusions en peut-on tirer quant aux connexions biochimiques entre A. I. A. et acide gibbérellique ?

Pour BRIAN et HEMMING (1957), A. I. A. et acide gibbérellique sont fonctionnellement liés; il faut une certaine teneur en auxine dans les tissus pour que l'acide gibbérellique manifeste son pouvoir de croissance. Nos premiers résultats pourraient venir à l'appui de cette hypothèse. Ils doivent être soumis à des vérifications soigneuses. Il faudrait aussi examiner si dans les cas où l'acide gibbérellique n'a pas d'action activante, l'auxine endogène est déficiente.

Une autre thèse pourrait suggérer que l'acide gibbérellique empêche l'A. I. A. libre d'être utilisé pour les phénomènes d'allongement et de croissance. Celui-ci s'accumule donc dans les tissus (équilibre entre sa synthèse et sa destruction oxydasique).

D'autre part, l'acide gibbérellique, supplantant l'A. I. A. dans son rôle hormonal déclanche certains processus biochimiques et amène les plantes à une taille supérieure à celle des témoins; tandis que l'hydrazide maléique, qui lui est une véritable anti-auxine, augmente aussi le taux d'A. I. A. libre et combiné par rapport aux témoins, mais ne remplace pas l'A. I. A. : les plantes restent courtes. L'addition d'acide gibbérellique lève l'inhibition de croissance due à l'hydrazide maléique par un système biochimique différent du cycle auxinique.

De nombreuses expériences seront encore nécessaires avant de déterminer par quel mécanisme l'acide gibbérellique s'intègre dans les réactions de croissance.

Poids frais : Les poids frais des parties aériennes suivent exactement la même courbe que les hauteurs respectives. Les plantes les plus hautes sont les plus lourdes dans leurs parties aériennes. Par contre, les racines pèsent le moins dans les plantes traitées à l'acide gibbérellique. De nombreux auteurs ont publié que ce corps est un inhibiteur de la formation et de la croissance des racines. Cependant cette inhibition n'est ici que fort légèrement marquée. Tous les lots de racines sont compris entre 10,85 gr et 12,8 gr.

Poids sec : En ce qui concerne les poids secs des parties aériennes et des racines, le tableau montre que par l'action de l'acide gibbérellique, les poids secs sont sensiblement augmentés

par rapport aux témoins ou aux plantes traitées à l'hydrazide maléique (*). Pour les racines l'inverse se produit; c'est dans la série traitée à l'acide gibbérellique qu'il y a le plus faible poids sec de racines (encore que la différence ne soit pas considérable) et dans la série traitée à l'A. I. A. + acide gibbérellique qu'il y a le plus fort poids sec; ceci montre que pour les racines l'A. I. A. domine fonctionnellement l'acide gibbérellique.

Le poids sec total des séries traitées à l'acide gibbérellique seul ou accompagné est très constant : 3,35, 3,35, 3,40 gr et environ 20 % plus élevé que celui des témoins, ce qui représente un gain de poids sec très important pendant un nombre de jours relativement peu élevé (11 jours).

Le gain de poids sec est donc remarquable. La question se pose immédiatement de savoir si ce gain se maintient pendant le restant de la végétation. Nous avons résolu ce point dans une autre expérience (III^{me} série). (à suivre)

*Institut de Botanique
de l'Université de Liège
et Centre de Recherches
des Hormones Végétales*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUDUS L. J. et THRESH R. in : The chemistry and mode of action of Plant growth substances, 248-259 ; R. L. WAIN et F. WIGHTMAN; London, 1955
ANDERSON W. P. (voir MITCHELL J. W. et SKAGGS).
BARTON : *Contr. Boyce Thompson Inst.* **18**, 311; 1956.
BENTLEY J. A. (voir BRITTON G. et HOUSLEY).
BOOTH A. (voir HOUSLEY et PHILLIPS J. D. J.).
BRIAN P. et HEMMING H. G. : *Physiol. Plantarum*, **8**, 669-681; 1955.
BRIAN P. W. et coll. : *Physiol. Plantarum*, **8**, 699 et 899; 1955.
BRIAN P. W. et HEMMING H. G. : *Nature* **179**, 417; 1957.
BRIAN P. W. et HEMMING H. G. : *Ann. appl. Biol.* **45** (3), 489-97; 1957.
BRITTON G., HOUSLEY S. et BENTLEY J. A. : *J. Exper. Bot.* **7** (20) 239-251; 1956.
BRONCHART R. : *Bull. de la Sté Royale des Sc. de Liège*, **4**, 216-25; et **5**, 241-52; 1957.
BRUCE B., STOWE et TOSHIO YAMAKI : *Ann. Rev. of Plant Physiology*, **8**, 180-215; 1957.
BUKOVAC M. et WITTWER S. H. : *Quart. Bull. Mich. Agric. Exp. Sta*, **39**, 397; 1956.

(*) Nos résultats confirment ceux de GAUTHERET (1952) sur l'action déshydratante de H. M.

- BUNSOW R. (voir HARDER R.).
GAUTHERET R. J. : *C. R. Soc. Biol.*, **146**, 859; 1952.
HARDER R. et BUNSOW R. : *Naturwiss*, **44**, 454; 1957.
HAYASHI T. et MURAKAMI Y. : *J. Agr. Chem. Soc. Japan*, **27** (10) : 675-680; 1953.
HEMMING H. G. (voir BRIAN).
HEMMING H. G. (voir BRIAN P.).
HOUSLEY J., BOOTH A. PHILLIPS J. D. J. : *Nature* **128**, 225-226; 1956.
HOUSLEY S. (voir BRITTON G. et BENTLEY J. A.).
KATO : *Bot. Gaz.*, **117**, 16-24; 1955.
LANG A. : *Proc. U. S. Nat. Ac. Sci.* : **43**, 709; 1957.
LANG A. : *Naturwiss*, **43**, 284; 1956.
LONA F. : *Ateneo Parmense*, **27** (4), 641-644; 1956.
LONA F. : *Ateneo Parmense*, **28** (1), 111-115; 1957.
LONA F. : *Nuov. Giorn. Bot. Ital.*, **63** (1), 61-76; 1956.
MACMILLAN J. et SUTER P. J. : *Naturwiss*, **2** (46); 1950.
MARGOT L. : *Sté Vaud. Sci. Natur. Bull.* n° 293; Lausanne 1956.
MEES G. (voir MORGAN D.).
MITCHELL J. W., SKAGGS D. P., ANDERSON W. P. : *Science* **114** : 159-161; 1951.
MORGAN D. et MEES G. : *Nature* **178**, 1356; 1957.
PHILLIPS J. D. J. (voir HOUSLEY J. et BOOTH A.).
PHINNEY B. O. : *Proc. Nation. Acad. Sci. U. S. A.* **42**, 185-189; 1956.
PHINNEY et all. : *Proc. Nation. Acad. Sci. U. S. A.* **43**, 398-404; 1957.
RADLEY M. : *Nature* **178**, 1070-71; 1956.
RADLEY M. : *Nature* **178**, 107-110; 1956.
SKAGGS D. P. (voir MITCHELL et ANDERSON).
SIRONVAL C. : Comptes-rendus de Recherches-IRSIA-Travaux du Centre de Recherches des Hormones Végétales (1952-1955), n° 18 — février 1957.
STREET H. E. : *Physiol. Plantarum*, **8**, 48; 1955.
STODOLA et coll. : *Arch. Biochem. and Biophys*, **54**, 240-45; 1955.
STOWE (voir BRUCE B. et TOSHIO YAMAKI).
SUMIKI Y. (voir YABUTA T.).
SUTER P. J. (voir MACMILLAN J.).
THURBER G. A. : *Nature*, 181, 1082; 1958.
WEST C. A. et PHINNEY B. O. : *Plant Physiology*, **31**; supplément 1956.
WITTWER S. H. (voir BUKOVAC).
YABUTA et all. : *J. Agr. Chem. Soc. Japan*, **17** (12), 1001-4; 1941.
YABUTA T., SUMIKI et all. : *J. Agr. Chem. Soc. Japan*, **24** (8), 396-97; 1951.
YAMAKI T. (voir BRUCE B. et STOWE).

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

**De l'action de la lumière
sur la croissance et le développement des Tomates.
Comparaison entre la lumière artificielle et
la lumière naturelle dans les conditions climatiques
fixées du Phytotron.**

par M. BOUILLENNE-WALRAND (*),
Institut de Botanique de l'Université de Liège.

(Deuxième note).

Résumé. — Les Tomates (var. Joffre) ont été cultivées depuis le semis en Phytotron (20° C.-80% humidité), à la lumière naturelle des mois de janvier, février, mars, mai, juillet, novembre.

Les résultats acquis après 48 jours sont comparés à ceux que l'on obtient en chambre noire, sous lumière artificielle d'intensité variable et photopériode de 16 h : Les plantes cultivées sous ± 4500 Lux sont comparables à celles semées en mars ; sous 7200 et 7800 Lux, les résultats approchent des rendements de la lumière naturelle des mois de mai à juillet. Sous 2700 Lux, les plantes sont déficitaires et ne fleurissent pas, comme dans le cas des semis de janvier, février et novembre.

Dans une note précédente (1), nous avons montré que la Tomate « Joffre » croît et se développe normalement sous lumière froide des tubes Phytors C. R. H. Lg. sans apport d'aucune radiation solaire ou d'ampoules à incandescence. Il existe un seuil d'intensité en deçà duquel la croissance est déficitaire et la floraison absente. Au-delà de ce seuil, les poids secs et le nombre de bouquets floraux sont fonction de l'intensité lumineuse ; d'une manière générale, le rendement par 1000 *Lux* est le même à partir de l'intensité globale de ± 5000 Lux et jusqu'à 11000 Lux.

(*) Présentée par M. R. BOUILLENNE.

Dans la présente communication, nous donnerons les résultats obtenus en cultivant la Tomate « Joffre » à différents moments de l'année, dans les conditions climatiques de la serre du Phytotron de Liège. Ces conditions sont donc exactement les mêmes que celles des chambres noires, sauf la lumière qui est celle du soleil aux différentes époques de l'année ; la durée de l'éclairement et, selon les années, le nombre d'heures d'ensoleillement sont variables.

La durée du jour au long de l'année évolue dans notre pays suivant le diagramme (Fig. I).

EVOLUTION DE LA DURÉE DES JOURS AU COURS D'UNE ANNÉE

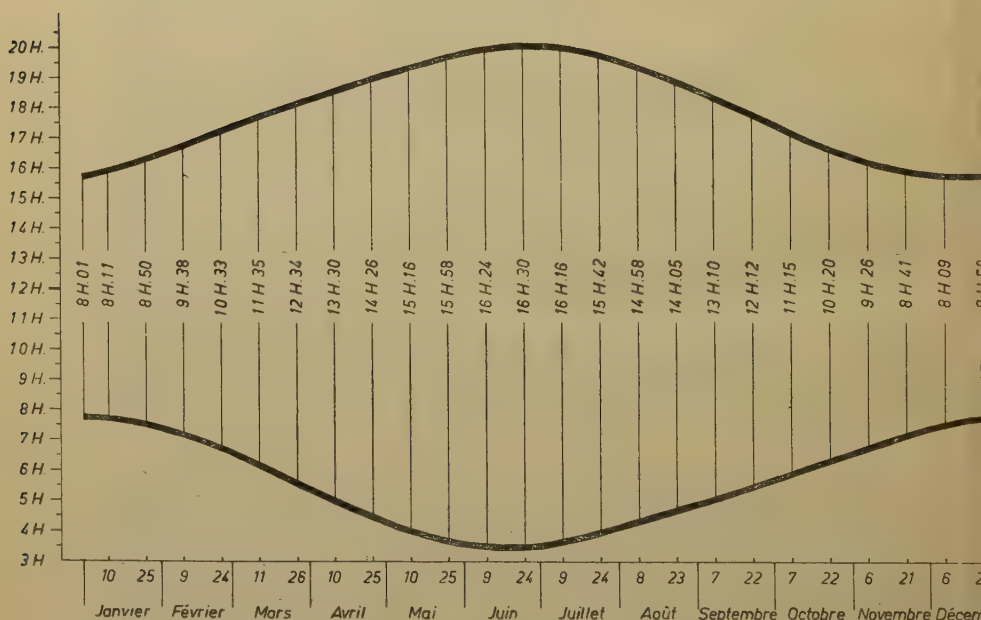


FIG. I.

Ensuite, nous comparerons ces résultats à ceux obtenus en chambre noire.

TABLEAU I. — Examen de la croissance de jeunes plantes de Tomates Joffre (après 28 jours) dans les conditions climatiques fixées et constantes de la serre du Phytotron où la lumière est celle du jour naturel aux différentes saisons des années 1953 et 1954.

Date du semis	Longueur moyenne du jour à l'époque du semis	Nombre de jours d'expérience	Tiges en mm.		Feuilles		Poids frais en gr. par plante	Poids secs en gr. par plante	Poids sec Poids frais $\times 100$
			Hauteur	Diamètre	Nombre	Plus grande longueur de feuilles			
6.1.53	8,30 h	27	16		1	(10 à 14) 12		0,01	
20.1.54	8,38 h	24	13,75 (11 à 19)	1,4 (1,4)	3 (3 à 4)	35 (32 à 40)	0,184	0,011	6
5.2.54	10,13 h	25	14 (8 à 19)	1,48 (1,2 à 2)	3 (2 à 4)	31,2 (26 à 42)	0,236	0,0104	4,4
19.3.53	12,50 h	26	35 (33 à 41)		4 (4 à 5)	61 (57 à 63)	0,52 (0,41 à 0,6)	0,062 (0,06 à 0,07)	11
21.5.53	16,10 h	26	83 (77 à 94)		5 (5 à 6)	85,4 (78 à 97)	1,74 (1,4 à 2,7)	0,14 (0,115 à 0,225)	8
22.5.54	16,10 h	25	49,8 (28 à 67)	3,08 (2,2 à 3,7)	5 (4 à 6)	80,9 (74 à 94)	1,595	0,095	6
13.7.54	16,10 h	25	46,5 (32 à 57)	2,75 (2,1 à 3,4)	6 (5 à 7)	85 (55 à 97)	1,569	0,119	7
9.11.53	8,45 h	24	38,8 (36 à 43)	1 (1)	2 (2)	25 (25)	0,104	0,008	7

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

Les semis de Tomates « Joffre » ont été effectués :

	en 1953	en 1954
en janvier :	6. 1.53	20.1.54
février :	—	5.2.54
mars :	19. 3.53	—
mai :	21. 5.53	22.5.54
juillet :	—	13.7.54
novembre :	9.11.53	—

suivant les techniques utilisées dans les expériences en chambre noire.

Les résultats sont enregistrés une première fois entre le 24^e et le 28^e jour, une seconde fois entre le 46^e et le 51^e jour.

Au 28^e jour de culture, les observations sont résumées au Tableau I. Les moyennes, sur 20 plantes, ainsi que les chiffres limites (minimum et maximum) correspondant à chacune d'elles sont indiqués.

1) La hauteur des plantules, après 28 jours, varie considérablement selon l'époque du semis. La courbe moyenne suit en fait les variations de la durée de l'éclairement au cours de l'année (Fig. II).

Sous les conditions climatiques fixées dans le Phytotron (20° C. constante, 80 % humidité), les meilleurs résultats correspondent aux éclairagements de mai-juin-juillet, c'est-à-dire à une longueur de jour de 16 heures en moyenne (Fig. I). Les éclairagements plus courts (janvier, février et novembre, 8 à 9 heures) déterminent des plantes extrêmement chétives ainsi qu'en témoignent non seulement la taille mais aussi le poids sec et le diamètre des tiges ; c'est un minimum de 12 heures d'éclairement naturel par jour qui produit des plantules dont la croissance après 28 jours apparaît comme normale.

2) Le diamètre de la tige, le nombre des feuilles, la longueur de la plus grande feuille, les poids frais et poids secs se répartissent

sont de la même manière que la hauteur des plantes, selon une courbe à maximum dépendant du « climat lumineux extérieur ».

Un certain nombre de séries ont été surveillées jusqu'au 48^e jour.

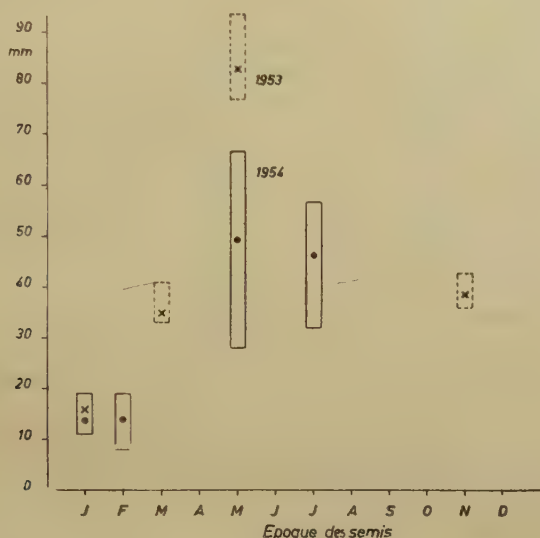


FIG. II. — Taille en m/m des plantules de Tomates « Joffre » au 28^e jour des semis réalisés, à différents mois de l'année, dans la serre du Phytotron :
Température 20° C constant
Humidité 80 %
× année 1953
● année 1954.

Au 48^e jour de culture, des différences très marquées sont relevées, notamment dans le diamètre des tiges, le nombre de feuilles, les bouquets floraux, les poids secs (voir tableau II).

Les plantes semées en novembre qui ont reçu un éclaircissement quotidien dont la durée n'a pas excédé 8,45 h sont, après 48 jours, moins développées que celles semées en mars après 28 jours. Les premières sont restées au stade de 6 feuilles ; tandis que les secondes ont de 14 à 16 feuilles.

En ce qui concerne la floraison, on remarque que les ébauches florales n'apparaissent que si la durée moyenne d'éclaircissement

TABLEAU II. — Examen de la croissance de jeunes plantes de Tomate Joffre (après 48 jours) dans les conditions climatiques fixées et constantes de la serre du Phytotron, sous la lumière naturelle à différents moments de l'année (1953 et 1954).

Date du semis	Longueur moyenne des jours	Nombre de jours d'expérience	Tiges		Feuilles		Bouquets Floraux		Poids frais en gr. par plante	Poids sec en gr. par plante	Poids sec Poids frais. $\times 100$
			Hauteur en mm	Diamètre par plante	Nombre	Plus grande longueur des feuilles	Nombre	N° de la feuille			
20. 1.54	de 8 h 38 à 10 h 50	51	87,5 (83 à 94)	4.6	9	131,15 (128 à 137)	0				
5. 2.54	de 10 h 13 à 12 h 50	49	88 (60 à 147)	4.1 (3 à 5.4)	8 à 9	124 (90 à 181)	0				
19. 3.53	de 12 h 50 à 15 h 30	38	222 (210 à 235)	8.2 (7.5 à 9.1)	12 à 13	266 (250 à 275)	1	9 ^e ou 10 ^e	47.7 (39.5 à 50.7)	3.75 (2.34 à 4.37)	7.8
21. 5.53	de 16 h à 16 h 30	48	250 (243 à 270)	8.5 (8 à 9)	14	270 (261 à 288))	2	9 ^e ou 10 ^e 14 ^e	49.2 (45 à 54.5)	4.55 (3.5 à 5.6)	9.2
22. 5.54	de 16 h à 16 h 30	49	372 (322 à 412)	9.7 (8.8 à 10)	14 à 16	346 (332 à 365)	1 à 2 (75% 2) (25% 1)	9 ^e ou 10 ^e 14 ^e	71.7	5.98	7.3
13. 7.54	de 16 h 10 à 13 h 30	49	366 (339 à 384)	9.5 (8.5 à 10.5)	14 à 15	333 (315 à 352)	2	10 ^e 14 ^e	61.76 (49 à 75)	4.39 (3.46 à 5.46)	7.1
9.11.53	de 8 h 45 à 8 h 20	49	55	2.5	6	65	0		0.46	0.028	6.1

est de plus de 12 heures par jour : le premier bouquet floral à la neuvième ou dixième feuille ; le deuxième bouquet à la quatorzième. Dans nos conditions expérimentales, la sexualisation ne se réalise donc pas avant la neuvième feuille.

Les semis de janvier, février et novembre ne présentent aucune ébauche florale.

Les semis de mars donnent des plantes qui, après 48 jours, ont produit un seul bouquet floral et n'ont que 13 feuilles en moyenne. Les semis de mai et juillet correspondent manifestement aux plus belles plantes (2 bouquets floraux et 14 à 16 feuilles).

Si on compare les plantes semées en mai, deux années consécutives, on voit que la croissance, évaluée en taille des plantules et en poids secs, a été meilleure en 1954 ; tandis que la floraison est plus avancée chez les plantes de 1953 qui ont toutes deux bouquets floraux ; en 1954 75 % ont deux bouquets, 25 % un bouquet. Mais, il est remarquable que dans tous les cas la *place* du 2^e bouquet est fixe : il apparaît à la 14^e feuille.

COMPARAISON DES PLANTES DE TOMATE JOFFRE CULTIVÉES
EN SERRE DU PHYTOTRON A DIFFÉRENTES ÉPOQUES DE L'ANNÉE
ET DES PLANTES CULTIVÉES EN CHAMBRE NOIRE DU PHYTOTRON
SOUS DIVERSES INTENSITÉS D'ÉCLAIRAGE PHYTOR.

Il est intéressant de comparer les mesures biométriques effectuées sur la Tomate « Joffre » en lumière naturelle et en lumière artificielle donnée par tubes Phytors.

Nous avons tenté le classement des diverses séries de cultures de Tomates en prenant comme critère le diamètre des tiges, le nombre de feuilles et leur plus grande longueur, le poids sec, le nombre de bouquets floraux au 48^e jour.

Les tableaux III et IV et les diagrammes Fig. III et IV montrent que l'on peut constituer une série ascendante de plantes dans laquelle les sujets cultivés sous lumière naturelle s'intercalent entre ceux cultivés sous différentes intensités de lumière artificielle et dans des conditions climatiques, température, humidité, vitesse de vent, rigoureusement constantes.

TABEAU III. — Principales données biométriques fournies par la
Tomate Joffre sous éclairage naturel à différents moments de l'an-
née, ou sous lumière Phytor de différentes intensités.
Résultats au 28^e jour.

Lumière	Date du semis et nombre d'heures d'éclairement	Tiges Diamètre en mm	Feuilles		Poids secs totaux.
			Nombre	Longueur de la plus grande grande en mm.	
<i>Phytor III.</i>					
11.100 Lux					
Lumière verti- cale et latérale	16 h.	4	7	99	0.228
naturelle	21-5-53				
	16 h.	—	5	85.4	0.14
<i>Phytor III.</i>					
7.800 Lux					
Lumière verti- cale et latérale	16 h.	3	6	88	0.132
naturelle	13-7-54				
	16 h.	2.75	6	85	0.119
naturelle	22-5-54	3.08	5	80.9	0.095
	16 h.				
<i>Phytor III.</i>					
7.200 Lux					
Lumière verticale	16 h.	2.5	5 à 6	76.9	0.081
<i>Phytor III.</i>					
5.100 Lux					
Lumière verti- cale et latérale	16 h.	2.5	5	71.5	0.059
<i>4.500 Lux</i>					
Lumière verticale	16 h.	2.5	5	71.6	0.059
naturelle	19-3-53				
	12 h. 50	—	4	61	0.062
<i>2.700 Lux</i>					
Lumière verticale	16 h.	2	4	51.3	0.024
naturelle	6-1-53	—	1	12	0.01
	8 h. 30				
naturelle	20-1-54	1.4	3	35	0.011
	8 h. 38				
naturelle	5-2-54	1.48	3	31.2	0.0104
	10 h.				
naturelle	9-11-53	1	2	25	0.008
	8 h. 45				

sur la croissance et le développement des tomates

TABLEAU IV. — *Principales données biométriques fournies par la Tomate Joffre sous éclairage naturel à différents moments de l'année, ou sous lumière Phytor de différentes intensités.*

Résultats au 48^e jour.

Lumière	Date des semis et nombre d'heures d'éclairement	Tiges Diamètre en mm.	Feuilles longueur de la plus grande en mm.	Poids secs totaux	Bouquets Floraux nombre
<i>Phytor III.</i>					
11.100 Lux	16 h.	9.5	16	261	6.219 3
<i>Phytor III.</i>					
7.800 Lux	16 h.	9.8	15	274	5.107 2 à 3
naturelle	22-5-54 16 h. 30	9.7	15	346	5.98 1 à 2
naturelle	21-5-53 16 h. 30	8.5	14	270	4.55 2
naturelle	13-7-54 16 h. 10	9.5	14-15	333	4.39 2
<i>Phytor III.</i>					
7.200 Lux	16 h.	9	14-15	270	4.24 2 à 3
<i>Phytor III.</i>					
5.100 Lux	16 h.	8.5	14-15	275	2.91 1 à 2
<i>Phytor III.</i>					
4.500 Lux	16 h.	8.3	14-15	269	2.285 1 à 2
naturelle	19-3-53 12 h. 50	8.2	12-13	266	3.75 1
<i>Phytor III.</i>					
2.700 Lux	16 h.	6	11	183	0.756 0
naturelle	20-1-54 8 h. 38	4.6	9	131	— 0
naturelle	5-2-54 10 h.	4.1	8-9	124	— 0
naturelle	9-11-53	2.5	6	65	0.028 0

Au 28^e jour ; les plantules sous 11.100 Lux de lumière Phytor sont plus fortes que celles semées en serre aux mois de mai ou de juillet.

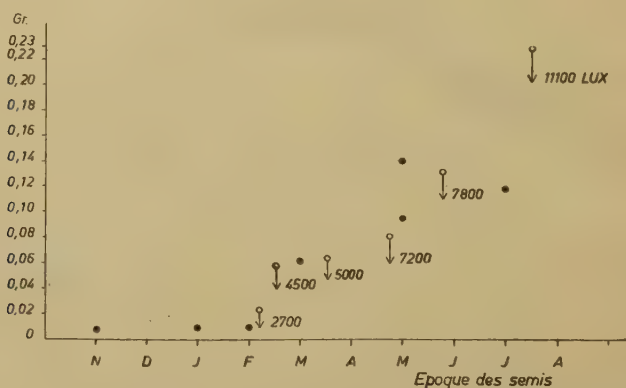


FIG. III. — Comparaison des Poids secs au 28^e jour de plantules semées en serre du Phytotron, à différentes époques de l'année et de plantules semées en chambre noire sous différentes intensités de lumière Phytor.

● semis en lumière naturelle
○ semis en lumière artificielle.

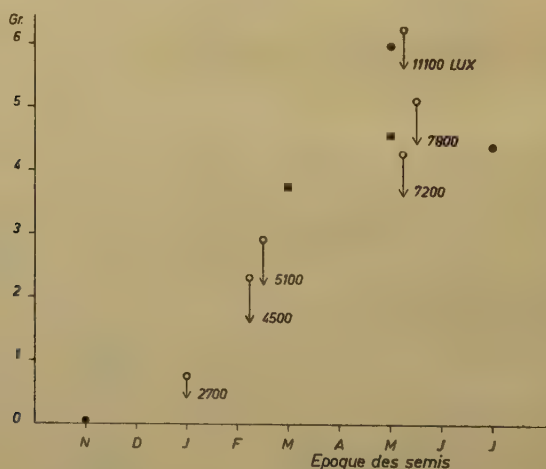


FIG. IV. — Comparaison des Poids secs au 48^e jour de plantules semées en serre du Phytotron, à différentes époques de l'année et de plantules semées en chambre noire sous différentes intensités de lumière Phytor.

● semis en lumière naturelle
○ semis en lumière artificielle.

Celles qui ont eu 7800 Lux en lumière verticale et latérale sont comparables à celles des semis de serre à ces mêmes mois. Dans l'un comme dans l'autre cas, elles ont été illuminées pendant environ 16 heures chaque jour. Celles qui ont eu 7.200 Lux en lumière verticale seule sont un peu moins avancées, mais sont supérieures à celles semées en serre aux mois de mars-avril.

Sous 4.500 à 5.100 Lux, on obtient des individus qui sont un peu plus avancés que ceux des semis de mars-avril par le nombre et la longueur des feuilles, avec un poids sec très analogue.

Sous 2.700 Lux, les plantes sont nettement déficientes, mais cependant beaucoup plus fortes que celles des semis de janvier-février ou novembre. En effet, elles sont éclairées 16 heures par jour, tandis que la lumière naturelle de ces mois ne dépasse pas 10 heures quotidiennement.

Au 48^e jour de culture ; le classement des plantes est sensiblement le même : les résultats en chambre noire sous 11.100 Lux sont supérieurs à ceux qu'on obtient pendant les jours les plus longs de mai à juillet. Sous 7.800 Lux et 7.200 Lux, ils leur sont comparables ; tandis que sous 5.100 Lux ils correspondent à ceux des semis de mars sous éclairage naturel.

Nous confirmons donc des résultats déjà publiés, à savoir : qu'une intensité de ± 5.000 Lux sous Phytor constitue le minimum nécessaire à la croissance et au développement de plantules de diverses espèces.

Les résultats concernant la sexualisation dans les différentes séries amènent à quelques conclusions :

a) Les plantes qui n'ont pas reçu en serre au moins 12 heures d'éclairement depuis le semis, pendant les 48 premiers jours, ne fleurissent pas (essais de novembre-janvier-février).

b) Les plantes qui ont reçu ± 2.700 Lux 16 heures par jour de lumière artificielle pendant les 48 premiers jours ne fleurissent pas.

c) Les plantes qui ont reçu, en serre, plus de 12 heures d'éclairement naturel à partir du semis ont donné au 48^e jour (essais de mars, mai et juillet) le premier bouquet floral à la 9^e-10^e feuille.

Celles qui ont reçu 16 heures d'éclairement naturel à partir du semis ont donné en outre un second bouquet floral à la 14^e feuille (essais de mai à juillet).

d) Les plantes qui ont reçu ± 4.500 Lux pendant 16 heures par jour donnent au 48^e jour un bouquet floral à la 9^e feuille, quelquefois un deuxième à la 14^e ou 15^e feuille. Nous sommes donc ici à peu près dans les limites d'intensité et de durée d'éclairement susceptibles de provoquer une floraison normale.

e) En ce qui concerne l'éclairement de 2.700 Lux pendant 16 heures, les Tomates se comportent comme les plantes des semis naturels de janvier, février et novembre. Ici, la durée de l'éclairement n'est pas le facteur limitant, mais bien l'intensité.

Dans nos essais en chambre noire, la photopériode de 16 heures a été arbitrairement fixée au-delà des 12 heures que nous avons reconnues comme étant le minimum nécessaire dans nos conditions d'expériences. Celui-ci est, on le sait, variable avec la température ambiante. Ainsi, dans une autre série d'essais, nous avons vu que, sous ± 4.500 Lux, pendant 12 heures par jour et à une température de 17° C., on obtient aussi la sexualisation, marquée au 48^e jour par un seul bouquet floral.

f) En lumière du jour et en serre du Phytotron à 20° C., le maximum de la floraison (2 bouquets floraux) est atteint après 48 jours dans les semis de mai-juin-juillet, dont la croissance a lieu pendant les mois de juin-juillet-août. Tandis que en lumière artificielle de chambre noire, à 20° C. et photo-période de 16 heures, le maximum de la floraison (3 bouquets floraux) est atteint après 48 jours sous 11.100 Lux (toutes les plantes), sous 7.800 Lux (66 %) et sous 7.200 Lux (33 %).

On voit donc qu'il est possible d'obtenir en lumière artificielle appropriée quantitativement et qualitativement, *plus* de fleurs qu'en lumière naturelle, toutes autres conditions étant égales.

Dans une prochaine communication, nous étudierons l'effet des variations de températures nocturnes et diurnes sur la floraison des Tomates, cultivées dans les chambres noires du Phytotron et sous éclairage artificiel.

Institut de Botanique — Université de Liège.
et Centre de Recherches des Hormones Végétales
(I. R. S. I. A.).

LA MÉTALLIQUE



La vraie

CARTOUCHE

ÉTANCHE



A DOUILLE COURTE

*Régulière, rapide, sûre,
puissante, imperméable
et peu encombrante*

FABRIQUE NATIONALE D'ARMES DE GUERRE S.A.

Herstal-lez-Liège